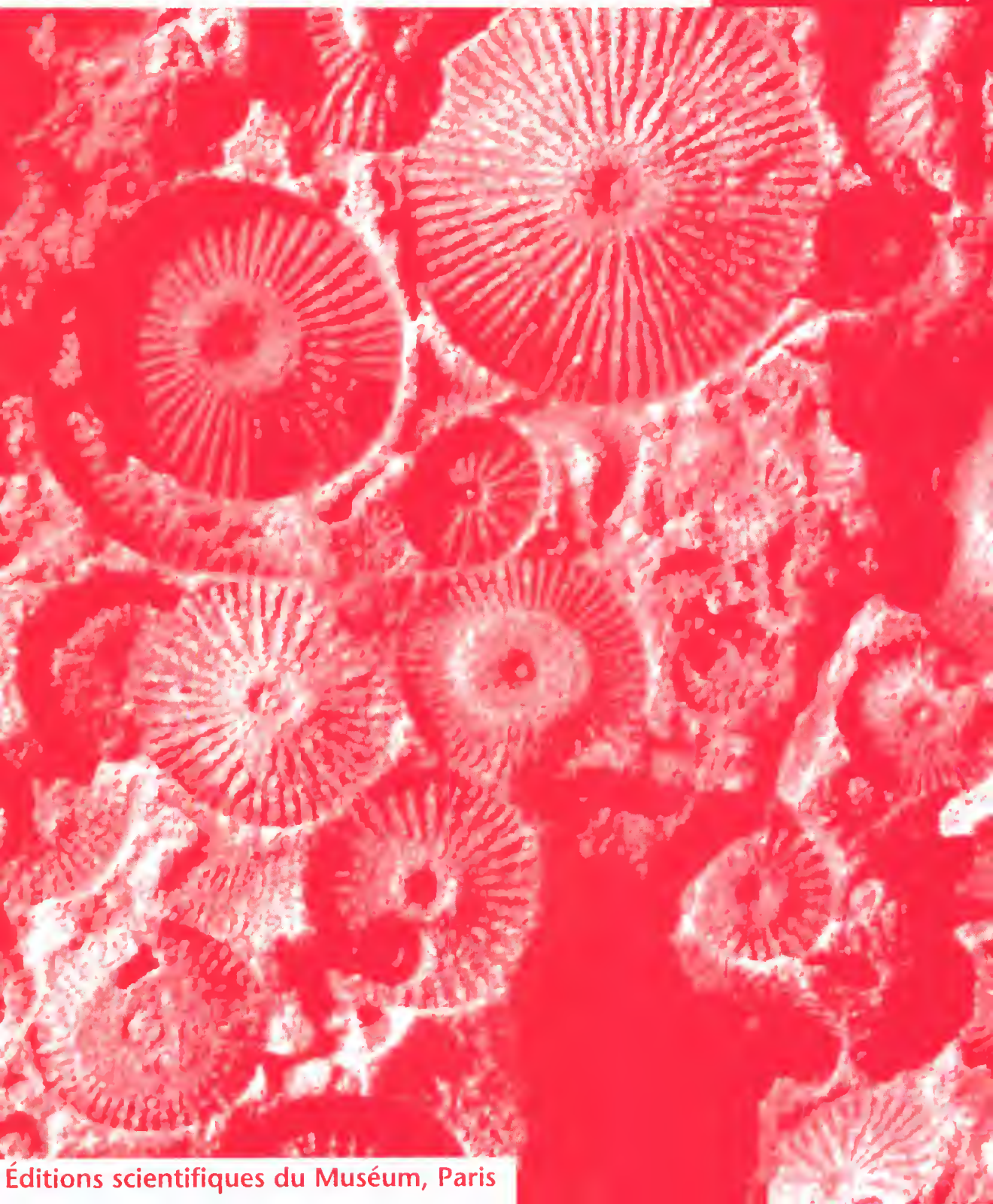
geodiversitas

1997 • 19 (1)



Éditions scientifiques du Muséum, Paris

geodiversitas fait suite,
avec la même tomaison, au Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 4e série, section C, Sciences de la Terre.

Rédacteur en chef :
Hervé Lelièvre

Assistante de rédaction :
Florence Kerdoncuff

Comité scientifique :
Jean Broutin (UPMC, Paris)
Bruno David (CNRS, Dijon)
Jean-François Deconinck (USTL, Lille)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Jean Marcoux (IPGP, Paris)
Christian Ravenne (IFP, Paris)

Abonnements pour l'année 1997 (prix HT)
Annual subscription rates 1997 (exclude VAT)

Abonnement général / *General subscription* : 1 800 FF
zoosystema : 800 FF
adansonia : 500 FF
geodiversitas : 800 FF

geodiversitas peut être obtenu par voie d'échange.
Pour toutes informations s'adresser à :
geodiversitas *may be obtained on an exchange basis. For further information please write to :*

Service des périodiques et des échanges de la
Bibliothèque centrale du Muséum national
d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 36 41
Fax : (33) 01 40 79 36 56

geodiversitas

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

Avant-propos

Geodiversitas, un renouveau pour les publications en Sciences de la Terre du Muséum national d'Histoire naturelle

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* est centenaire. Pour entamer son deuxième centenaire dans des conditions optimales, la nouvelle rédaction, aidée par un comité scientifique, a décidé de rénover le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, section C, Sciences de la Terre, 4e série, Patis. Ce sera désormais *Geodiversitas*. Un nom nouveau pour une revue dont la maquette a été repensée, et dont la ligne éditoriale privilégiera l'histoire et le comportement des bassins sédimentaires, la paléobiodiversité et les paléoenvironnements.

Geodiversitas ouvre ses colonnes pour donner aux chercheurs dans ces domaines la possibilité de communiquer leurs résultats et leurs données. Si, aujourd'hui, beaucoup de périodiques en Sciences de la Terre publient des articles courts, limités à l'exposé de nouveaux concepts au détriment des données qui les ont fait naître, *Geodiversitas* reconnaît l'importance de publier l'intégralité des données. Aussi la revue ne limite-t-elle pas le nombre de pages par article. Elle peut aussi offrir aux équipes la possibilité de consacrer un fascicule entier à la publication de l'ensemble des données dont elles disposent sur un sujet et déchiffrer ainsi le message sédimentaire sous une forme aussi complète que possible. De tels numéros thématiques seront publiés sous la responsabilité d'éditeur(s) invité(s).

Geodiversitas s'inscrit donc dans la durée, celle d'un nouveau centenaire. C'est pourquoi, plus que la recherche d'un facteur d'impact fort, dans les conditions actuelles de compétition entre revues, *Geodiversitas* s'oriente vers la publication d'articles à longue rémanence. Ainsi, donner à la revue la diffusion la plus vaste possible est un des objectifs pour assurer le succès de notre entreprise. Grâce aux échanges qui alimentent la Bibliothèque centrale du Muséum, 500 échanges avec l'étranger et la France sont déjà assurés pour 71 pays. Nous pensons que l'ouverture de la nouvelle ligne éditoriale devrait nous permettre d'augmenter ce nombre de façon significative, notamment par l'intérêt que les organismes de recherche plus spécialisés dans le domaine de la sédimentologie doivent y découvrir. La diffusion commerciale pour l'étranger est assurée, depuis 1995, par Universal Book Services, qui nous apporte le savoir-faire et la tradition d'excellence des libraires hollandais pour les publications académiques.

Les efforts que les instances du Muséum de Paris consacrent aux publications scientifiques se manifestent désormais dans un cadre rénové. Nous espérons qu'il sera favorablement accueilli.

Hervé LELIÈVRE

Les bryozoaires du Pliocène de Normandie

Simone POUYET
UMR 5565 du CNRS Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie
Université Claude Bernard Lyon 1,
27-43 bd du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex (France)

RÉSUMÉ
Les bryozoaires étudiés ici proviennent de onze sondages et forages dans les formations pliocènes de Basse-Normandie (bassins de Carentan et Saint-Sauveur-le-Vicomte). Soixante-dix-huit espèces sont décrites dont trois nouvelles. Leur répartition met en évidence les liens existant avec les faunes pliocènes nordiques mais aussi avec celles d'autres bassins.

MOTS CLÉS
bryozoaires,
Pliocène,
Basse-Normandie,
France.

ABSTRACT
This work deals with Pliocene Bryozoa from eleven localities in southern Normandy (Carentan and Saint-Sauveur-le-Vicomte basins). Seventy-eight species are reported, three of them are new. Their distribution emphasizes the links with northern Pliocene faunas and with other provinces.

KEY WORDS
bryozoa,
Pliocene,
southern Normandy,
France.

INTRODUCTION

Ce travail fait suite aux publications de Lauriat-Rage (1986), Le Calvez (1987) et Chaix (1989) respectivement sur les bivalves, les foraminifères et les sclératiniaires du Pliocène de Normandie. L'étude des bryozoaires avait été confiée à Buge mais son départ à la retraite puis son décès l'ont interrompue. À la demande de Lauriat-Rage, j'ai repris le matériel très partiellement déterminé par Buge qui avait reconnu une vingtaine d'espèces. En réalité, les gisements sont beaucoup plus riches, c'est plus de soixante-quinze espèces qui sont ici décrites et dont on essaie de tirer des données stratigraphiques, biogéographiques et paléoécologiques.
On se reportera à l'article de Lauriat-Rage (1986 : 4-9) pour la situation géographique et stratigraphique des gisements. Ceux dans lesquels des bryozoaires ont été découverts sont les suivants, tous situés dans le département de la Manche.

Gisement n° 4 (= T 32), Raids, les Gardinières ; deux niveaux à bryozoaires : 16-20 m et 22-28 m.
Gisement n° 9 (= S 17), Remilly-sur-Lozon, l'Angle ; dix niveaux à bryozoaires de 1 à 90 m.
Gisement n° 14 (= S 7), Carentan, Saint-Julien 1 ; deux niveaux à bryozoaires : 12-13 m et 14 m.
Gisement n° 17 (= S 6), Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 ; douze niveaux à bryozoaires de 15 à 49 m.
Gisement n° 21 (= T 73), Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville ; cinq niveaux à bryozoaires de 7,5 à 30 m.
Gisement n° 22 (= T 71), Saint-André-de Bohon, le Bosq ; un seul niveau à bryozoaires : 26-30 m.
Gisement n° 24 (= T 72), Saint-André-de-Bohon, l'Ange 2 ; un niveau à bryozoaires : 12-18 m.
Gisement n° 26 (= T 58), Saint-André-de-Bohon, la Bréchollerie ; un niveau à bryozoaires : 19-24 m.
Gisement n° 27 (= S 48), Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 ; quatre niveaux à bryozoaires : de 8,1 à 13,5 m.
Gisement n° 28 (= S 50), Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 ; deux niveaux à bryozoaires : 7-8 m et 9,2-10,7 m.
Gisement n° 30 (= F 25B), Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe ; cinq niveaux à bryozoaires : de 14,5 à 54,5 m.

PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Les travaux sur les bryozoaires pliocènes de l'Ouest de la France sont rares. Il s'agit généralement d'études sur le Redonien, étage local attribué tantôt au Miocène supérieur, tantôt au Pliocène inférieur (Buge 1957 ; Ters *et al.* 1970 ; Bassompierre *et al.* 1972 ; Brebion *et al.* 1977). En 1983, Pareyn *et al.* ont étudié le gisement pliocène de Cricqueville-en-Bessin dans le Calvados, Buge y avait repéré douze espèces, décrites très succintement, neuf formes érigées étant dominantes.
La classification suivie est celle de Bassler (1953), en tenant compte cependant de travaux plus récents (Gordon 1984, 1989 ; Harmelin 1970, 1976).
Pour la synonymie nous avons volontairement limité la liste à la citation originale, aux ouvrages sur le Néogène du domaine nordique et dans quelques cas à une citation apportant des données intéressantes pour la systématique de l'espèce décrite. Le v devant une référence signifie que le matériel correspondant a été vu.
Les mesures n'ont pas été prises de façon régulière mais lorsqu'elles apportaient des précisions. Nous avons toujours fait au moins dix mesures pour les zoécies, cinq pour les apertures. Nous avons utilisé l'appareil automatique Wild Censor.

Les abréviations utilisées sont classiques :

La	longueur (hauteur) de l'aperture ;
la	largeur de l'aperture ;
Lav	longueur de l'aviculaire ;
lav	largeur de l'aviculaire ;
Lo	longueur (hauteur) de l'opésie ;
lo	largeur de l'opésie ;
Lov	hauteur de l'ovicelle ;
lov	largeur de l'ovicelle ;
Lz	longueur de la zoécie ;
lz	largeur de la zoécie.

Les photographies ont été réalisées au Centre de

microscopie électronique de l'université Claude Bernard - Lyon I (CMEABG) avec un Jeol 35 CF.
Le matériel est déposé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN) au laboratoire de Paléontologie (LP). Le matériel figuré porte un numéro d'inventaire correspondant aux collections du MNHN.

Classe STENOLAEMATA Borg, 1926
Ordre CYCLOSTOMATA
(= TUBULIPORATA) Busk, 1852
Sous-ordre ARTICULATA Busk, 1859
Famille CRISIIDAE Johnston, 1838
Genre *Crisia* Lamouroux, 1812

Crisia denticulata (Lamarck, 1816)
(Fig. 1)

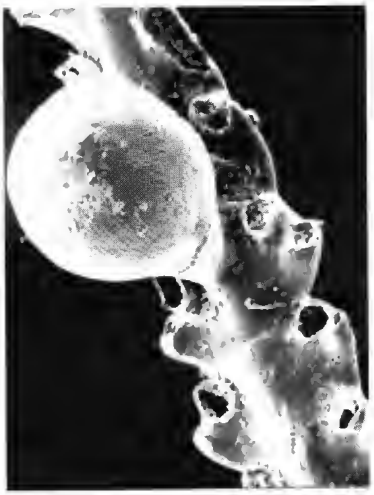


FIG. 1. — *Crisia denticulata* (Lamarck, 1816). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 14,5-17 m. Pliocène supérieur. (R 62693 ; LP, MNHN). Spécimen avec ovicelle, x 80.

Cellaria denticulata Lamarck, 1816 : 182. – Busk 1859 : 93, pl. 1, fig. 8.
Crisia denticulata (Lamarck) – Lagaaij 1952 : 151, pl. 17, fig. 1. – Cadée 1982 : 130, pl. 1, fig. 2a-b.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 89-90 m, Pliocène inférieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 14,5-17 m, Pliocène supérieur.
Saint-André-de-Bohon, l'Ange 2 (Manche) : 12-18 m, Pliocène moyen.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : Autriche. Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Belgique, Tunisie, Italie, Rhodes. Pléistocène : Italie, Sicile. Actuel : Atlantique (depuis l'Arctique jusqu'aux îles du Cap Vert ; du golfe de Saint-Laurent au golfe du Mexique), Méditerranée occidentale et Adriatique, Pacifique ?
Espèce à vaste répartition géographique, eurytherme, vivant aussi bien dans le domaine boréal que dans le domaine tropical de 10 à 100 m de profondeur.

DESCRIPTION
Internœuds aplatis, bisériés, souvent incomplets. Les rares fragments entiers ont plus de douze tubes zoéciaux. Zoécies coalescentes sur toute leur longueur se terminant par un orifice circulaire. La frontale est très finement perforée. La limite des tubes zoéciaux est aisément visible sur la face dorsale. De nombreuses zoécies portent la trace d'une épine. Gonozoïde pyriforme à frontale striée longitudinalement ; œciostome peu ou pas visible.

REMARQUE
Chez les formes actuelles, les épines sont absentes. La similitude des autres caractères nous fait malgré tout attribuer notre matériel à *C. denticulata*.

Sous-ordre TUBULOPORINA
Milne Edwards, 1838
Famille TUBULIPORIDAE Johnston, 1838
Genre *Tubulipora* Lamarck, 1816

Tubulipora sp. A

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant des tests de mollusques ou brachiopodes, formé de branches dichotomes dont l'angle de divergence est très ouvert.
Les tubes sont disposés en faisceaux unisériés au départ des branches puis ils deviennent bisériés, les branches se terminant par une partie en éventail. Les orifices des tubes sont polygonaux.

Gonozoïde situé entre les tubes, lobé, à la bifurcation ou à l'extrémité des branches.

Tubulipora sp.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

Plusieurs spécimens sont rattachés à ce genre. Ce sont des formes encroûtant des bivalves, souvent incomplètes. Le matériel est trop peu abondant pour qu'une étude plus approfondie soit réalisée.

Genre *Exidmonea* David, Mongereau *et* Pouyet, 1972

Exidmonea atlantica (Forbes *in* Johnston, 1847) (Fig. 2)

FIG. 2. — *Exidmonea atlantica* (Forbes *in* Johnston, 1847). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 14,5-17 m. Pliocène supérieur. (R 62695 ; LP, MNHN). x 52.

Idmonea atlantica Forbes *in* Johnston, 1847 : 278, pl. 48, fig. 3.
v *Idmidronea atlantica* (Forbes) – Canu & Lecointre 1933 : 177, pl. 31, figs 15-18.
v *Exidmonea atlantica* Auct. – Mongereau 1969 : 212, pl. 16, figs 1-4, 6-11.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 12-13 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 65-66 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 14,5-15 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — De l'Éocène au Pléistocène dans toute l'Europe et l'Afrique du Nord. Actuel : Atlantique oriental (du golfe de Gascogne au Sénégal), Méditerranée, Pacifique (Chili, Japon, Australie, Indonésie).
Cosmopolite, vit de -30 à -200 m avec un maximum entre 40 et 100 m en Méditerranée.

DESCRIPTION
Zoarium érigé, branchu, dichotome, à section triangulaire. Zoécies disposées en faisceaux alternes de trois à cinq individus accolés, les limites zoéciales sont bien visibles. Les péristomes sont presque quadrangulaires.
Dorsale plane ou faiblement convexe avec fines stries longitudinales et quelques stries d'accroissement.
Gonozoïde frontal, allongé, lobé entre les séries de tubes. Œciostome non visible.

Genre *Pleuronea* Canu *et* Bassler, 1920

Pleuronea fenestrata (Busk, 1859) (Fig. 3)

Idmonea fenestrata Busk, 1859 : 105, pl. 15, fig. 6
v *Pleuronea fenestrata* (Busk) – Buge 1957 : 83, pl. 4, figs 7-8.

MATÉRIEL. — Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 26 m, Pliocène moyen.

RÉPARTITION. — Éocène et Oligocène : États-Unis. Pliocène : Angleterre, France.

DESCRIPTION
Nous attribuons avec doute à cette espèce un petit fragment de zoarium, libre, dichotome, érigé. La section est triangulaire aux angles arrondis. Les tubes zoéciaux sont groupés en faisceaux de quatre ou cinq légèrement obliques par rapport à la médiane du zoarium. L'usure a totalement arasé les péristomes dont la forme n'est plus visible.

FIG. 3. — *Pleuronea fenestrata* (Busk, 1859). Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche), niveau 26 m. Pliocène inférieur. (R 62694 ; LP, MNHN). Face dorsale, x 26.

La face dorsale est partiellement recouverte d'un réseau de tergopores, également très érodé.

Famille DIASTOPORIDAE Gregory, 1899
Genre *Diplosolen* Canu, 1918

Diplosolen obelium (Johnston, 1838)

Tubulipora obelia Johnston, 1838 : 269, pl. 38, figs 7-8.
Diplosolen obelium (Johnston) – Canu & Lecointre 1933 : 159, pl. 30, fig. 1. – Buge 1957 : 73. – Harmelin 1976 : 145-150, pl. 9, figs 5-7 ; pl. 22, figs 4-8 ; pl. 23, figs 1-3.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassins rhodanien et aquitain). Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche. Miocène supérieur : Algérie, Maroc. Pliocène : Italie. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique nord (de la mer de Barents au Maroc ; du Canada au golfe du Mexique), Pacifique nord (de l'Alaska au golfe de Californie), Méditerranée.
C'est plutôt une espèce d'eaux tempérées à tempérées froides, de -5 à -130 m de profondeur.

Matériel rare. Zoarium encroûtant, circulaire. Zoécies en quinconce ; nanozoïdes en nombre égal à celui des zoécies, s'ouvrant par un petit orifice au centre du quinconce zoécial.
Pas de gonozoïde.

Genre *Ybselosoecia* Canu *et* Lecointre, 1933

Ybselosoecia typica (Manzoni, 1878)

Filisparsa typica Manzoni, 1878 : 10, pl. 8, fig. 30.
Ybselosoecia typica (Manzoni) – Canu & Lecointre 1933 : 162, pl. 31, figs 6-8. – Lagaaij 1952 : 167, pl. 20, fig. 1 a, b. – Buge 1957 : 75.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 34,5-37 m, Pliocène moyen.

RÉPARTITION. — Éocène et Oligocène de France. Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Pologne. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Pays-Bas, Italie, Tunisie.

DESCRIPTION
Nous rattachons à cette espèce quelques fragments de petite taille, fragiles. Ce sont des rameaux un peu aplatis, larges. Les tubes zoéciaux sont disposés sur la face frontale en quinconce ou en rangées transverses, leurs limites sont visibles. Sur la face dorsale on observe de fines stries longitudinales et de fortes rides transversales convexes vers l'avant.
Gonozoïde frontal se développant entre les tubes sans en déranger l'agencement ; œciostome non visible.

Famille TERVIIDAE Canu, 1918
Genre *Tervia* Jullien, 1883

Tervia irregularis (Meneghini, 1845)

Tubulipora irregularis Meneghini, 1845 : 128.
Tervia irregularis (Meneghini) – Canu & Lecointre 1933 : 178, pl. 31, figs 9-14. – Lagaaij 1952 : 166, pl. 20, fig. 2a, b.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 25-26 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Éocène : Espagne, Pologne, Hongrie. Oligocène : Allemagne. Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Hongrie, Tchécoslovaquie, Roumanie. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Belgique, Pays-Bas, Italie. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique oriental (du golfe de Gascogne au Sénégal), Pacifique (Australie), océan Indien, Méditerranée.
Espèce des eaux tempérées chaudes de 60 à 300 m de profondeur.

DESCRIPTION
Zoarium vinculariiforme. Tubes zoéciaux limités par de fines stries. Péristomes groupés sur la face frontale. Dorsale avec fines lignes longitudinales correspondant aux tubes zoéciaux. Gonozoïde non observé.

Famille ANNECTOCYMIDAE
Hayward *et* Ryland, 1985
Genre *Annectocyma* Hayward *et* Ryland, 1985

Annectocyma major (Johnston, 1847)

Alecto major Johnston, 1847 : 281, pl. 49, figs 3, 4.
v *Proboscina major* (Johnston) – Canu & Lecointre 1933 : 142, pl. 27, fig. 57.
Tubulipora major (Johnston) – Lagaaij 1952 : 153, pl. 17, fig. 6.
Diaperoecia major (Johnston) – Buge 1957 : 68. – Harmelin 1976 : 79, pl. 1, figs 1-11 ; pl. 2, figs 1-9 ; pl. 13, figs 1-10 ; pl. 14, figs 1-10.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin aquitain). Miocène moyen : France (bassins aquitain et de la Loire), Autriche, Italie. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Tunisie, Sicile. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique oriental (de la Norvège au Cap Vert), Méditerranée, Pacifique ouest (de la Colombie britannique aux Galapagos).
Vit de 3 à 200 m de profondeur. Harmelin (1976) donne une distribution écologique de cette espèce en fonction des différents biotopes colonisés.

Nous renvoyons au travail de Harmelin pour la description de cette espèce dont nous possédons plusieurs spécimens très bien conservés avec leur ancestrule, les rameaux adventifs et dichotomiques. Nos spécimens ne sont pas ovicellés.

Genre *Entalophoroecia* Harmelin, 1974

Entalophoroecia subverticellata (Busk, 1859)

Pustulopora subverticellata Busk, 1859 : 108, pl. 18, fig. 1.
v *Ybselosoecia subverticillata* (Busk) – Canu & Lecointre 1933 : 163, pl. 31, figs 1, 2.
Entalophora subverticellata (Busk) – Lagaaij 1952 : 164, pl. 19, figs 2, 3.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 19-20 m ; 25-26 m. Pliocène supérieur ; 32-33 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 35 m ; 39 m ; 43 m ; 47 m ; 49 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire). Pliocène : Grande-Bretagne, Italie, Pays-Bas. Pléistocène : Italie.

DESCRIPTION
Zoarium vinculariiforme, branches cylindriques, dichotomes. Tubes zoéciaux longs, irrégulièrement disposés, distinctement séparés par un sillon, à frontale finement poreuse. Généralement les péristomes ont disparu sur notre matériel. Gonozoïde non observé.

Sous-ordre CANCELLATA Gregory, 1896
Famille HORNERIDAE Gregory, 1899
Genre *Hornera* Lamouroux, 1821

Hornera frondiculata Lamouroux, 1821

Hornera frondiculata Lamouroux, 1821 : 41, pl. 74, figs 7-9. – Busk 1859 : 102, pl. 15, figs 1, 2 ; pl. 16, fig. 6. – Canu & Lecointre 1934 : 185, pl. 35, figs 8, 9. – Lagaaij 1952 : 169, pl. 21, fig. 1a, b.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 25-26 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m ; 44-45 m, Pliocène moyen ; 89-90 m, Pliocène inférieur.
Carentan, Saint-Julien 1 (Manche) : 14 m, Pliocène inférieur.

Saint-André-de-Bohon, le Bosq (Manche) : 26-30 m, Pliocène moyen. L'Ange 2 (Manche) : 12-18 m, Pliocène moyen. Est de Rougeville (Manche) : 22-26 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 26 m, Pliocène moyen ; 38 m ; 39 m ; 49 m, Pliocène inférieur.
Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire). Pliocène : France (bassin de la Loire), Belgique, Pays-Bas, Angleterre.

DESCRIPTION
Zoarium branchu, irrégulier. La surface frontale est couverte de nervi sinueux entre lesquels se développent les tubes zoéciaux à péristome saillant encadrés par des vacuoles (au moins une à la base et l'autre au sommet).
Dorsale plane à convexe couverte de nervis longitudinaux délimitant des sulci au fond desquels se développent des vacuoles souvent allongées.

REMARQUE
Nous avons regroupé sous le nom de *H. frondiculata* des spécimens qui pourraient être des *Hornera striata* Milne Edwards, 1838. En effet, tous les auteurs notent la difficulté de séparer ces deux espèces. Mongereau (1972) avait gardé une seule espèce avec deux variétés ; il semble que ce soit là une position raisonnable.

Hornera reteporacea Milne Edwards, 1838

Hornera reteporacea Milne Edwards, 1838 : 213, pl. 10, fig. 2a-c. – Busk 1859 : 98, pl. 14, fig. 2. – Canu & Lecointre 1934 : 181, pl. 35, figs 1-7. – Buge 1957 : 95.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 26 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin aquitain). Miocène moyen : France (bassins de la Loire et aquitain). Pliocène : Angleterre, France (bassin de la Loire).

Cette espèce est relativement rare. Les orifices sont disposés en quinconce. Les péristomes sont parfois très saillants. Les nervis de la face dorsale sont saillants.

Hornera sp. A

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 12-13 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 26 m, Pliocène moyen.
Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.

DESCRIPTION
Zoarium branchu, dichotome à section semi-circulaire.
Les apertures s'ouvrent en quinconce sur la partie axiale mais latéralement sur le bord des rameaux, elles ont tendance à s'aligner, ce qui donne un aspect très particulier au zoarium.
La face dorsale, plane ou faiblement convexe, montre des vacuoles petites, arrondies ou allongées, disposées selon des lignes divergentes (dichotomes) à partir de l'axe des branches.

REMARQUE
La face dorsale est identique à celle de *H. striata* figurée par Busk (1859, pl. 15, fig. 3a') mais non la face frontale.

Sous-ordre RECTANGULATA Waters, 1887
Famille LICHENOPORIDAE Smitt, 1866
Genre *Lichenopora* Defrance, 1823

Lichenopora sp.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 39 m, Pliocène inférieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

La systématique des lichénopores est particulièrement difficile et complexe. Sous ce vocable nous regroupons plusieurs espèces libres ou encroûtantes, simples ou complexes. Le matériel, assez abondant mais généralement assez usé, devrait faire l'objet d'une étude plus approfondie.

Classe GYMNOLAEMATA Allman, 1856
Ordre CTENOSTOMATA Busk, 1852
Sous-ordre STOLONIFERA Ehlers, 1876
Famille TEREBRIPORIDAE d'Orbigny, 1839
Genre *Spathipora* Fischer, 1866

Spathipora sertum Fischer, 1866

Spathipora sertum Fischer, 1866 : 309, pl. 11, figs 4-4a. – Canu & Lecointre 1930 : 119, pl. 18, fig. 5. – Pohowsky 1978 : 96, fig. 2A ; pl. 18, fig. 7.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire).

Le zoarium perfore les coquilles de bivalves. Les axes principaux donnent naissance à des axes secondaires. Les cellules sont allongées, alternes, courbes.

Ordre CHEILOSTOMATA Busk, 1852
Sous-ordre ANASCA Levinsen, 1909
Division MALACOSTEGA Levinsen, 1902
Famille ELECTRIDAE Lagaaij, 1952
Genre *Electra* Lamouroux, 1816

Electra monostachys (Busk, 1854)
(Fig. 4)

Membranipora monostachys Busk, 1854 : 61, pl. 70, figs 1, 2 ; 1859 : 31, pl. 2, fig. 2.
Electra monostachys (Busk) – Canu & Lecointre 1925 : 12, pl. 2, fig. 6.

MATÉRIEL. — Saint Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène : France (bassins rhodanien, de la Loire). Pliocène : Angleterre, Italie, États-Unis. Pléistocène : États-Unis (Californie, Virginie, Maryland). Actuel : océan Atlantique (de l'Arctique jusqu'aux îles du Cap Vert ; du Massachusetts à Magellan), Méditerranée occidentale.
C'est une espèce supportant des eaux faiblement dessalées ; de 2 à 40 m de profondeur (dans le golfe de Gascogne, elle a été signalée à 180 m de profondeur) ; elle vit essentiellement au débouché des rivières, dans les étangs, s'installe fréquemment sur les coquilles d'huîtres.

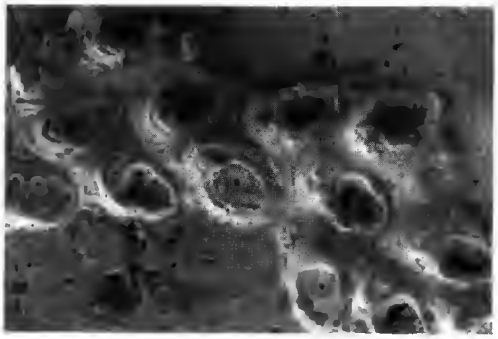


FIG. 4. — *Electra monostachys* Busk, 1854. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62703 ; LP, MNHN). x 52.

DESCRIPTION
Colonies encroûtantes, linéaires, formant des branches bisériées.
Zoécies allongées, rétrécies à leur base. Gymnocyste lisse développé à la base de la zoécie. L'aperture ovale occupe une grande partie de la zoécie.
Forte épine impaire médiane située à la base de l'aperture, elle est courte.
Dans la partie antérieure, il y a une paire d'épines assez courtes et bien recourbées au-dessus de l'aperture.
Présence de zoécies rudimentaires avortées sur le bord du zoarium.
Lz = 0,33-0,37.
Lo = 0,15-0,18.

Famille CALLOPORIDAE Norman, 1903
Genre *Callopora* Gray, 1848

Callopora lineata (Linné, 1767)
(Fig. 5)

Flustra lineata Linné, 1767 : 1301.
Callopora lineata (Linné) – Canu & Lecointre 1925 : 22, pl. 2, figs 1, 2. – Buge 1957 : 152.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Éocène : Égypte. Miocène inférieur

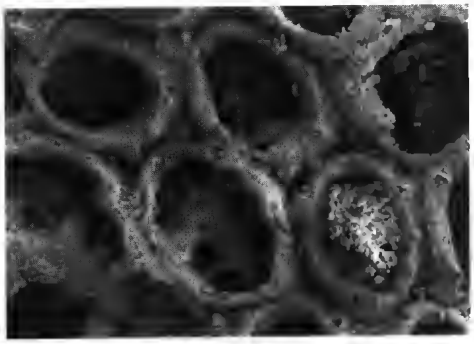


FIG. 5. — *Callopora lineata* (Linné, 1767). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62706 ; LP, MNHN). x 80.

et moyen : France (bassins rhodanien et de la Loire), Pologne, Italie. Pliocène : Japon, Italie (Sicile), Espagne. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (côtes de Grande-Bretagne, France, Espagne ; Maroc), Méditerranée (de l'Espagne à la Tunisie), Adriatique. Sa présence dans le Pacifique est à revoir, il y a probablement eu des confusions : Pacifique (Californie, Japon, Alaska, Australie, Nouvelle-Zélande).
Espèce considérée comme d'eaux tempérées à tempérées froides, abondante dans la zone intertidale.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies irrégulières, ovales, nettement individualisées. Aperture ovale entourée par un bourrelet mince porteur de huit à dix épines.
Aviculaire rarement présent sur le gymnocyste à la base des zoécies.
Ovicelle hyperstomiale, globuleuse, finement granuleuse avec une aréa frontale faiblement distincte.
Lz = 0,37-0,44 (0,39) ; lz = 0,22-0,27 (0,25).
Lo = 0,20-0,25 (0,23) ; lo = 0,13-0,17 (0,15).

REMARQUE
Les dimensions des opésies sont plus faibles que celles indiquées par Canu & Lecointre.

Callopora dumerili (Savigny-Audouin, 1826)

Flustra dumerilii Savigny-Audouin, 1826 : 69, pl. 10, fig. 12.
Membranipora pouilleti (Savigny-Audouin) – Busk 1859 : 32, pl. 3, figs 5, 6.
Callopora dumerilii (Savigny-Audouin) – Canu & Lecointre 1927 : 21, pl. 1, fig. 9. – Lagaaij 1952 : 22, pl. 1, fig. 5.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Éocène : États-Unis, Roumanie. Miocène inférieur et moyen : France (bassins rhodanien et de la Loire), Égypte. Pliocène : Italie, Angleterre, Belgique, Pays-Bas, États-Unis. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (de la Grande-Bretagne à Madère), Méditerranée (Corse, France, Tunisie), Adriatique.
De 10 à 200 m de profondeur, surtout abondante entre 10 et 40 m. Elle semble inféodée aux eaux tempérées.

Un seul spécimen a été trouvé. Les aviculaires triangulaires, obliques, à rostre aigu sont rarement absents, ils peuvent être par paires.
Lz = 0,36-0,41 ; lz = 0,25-0,27.
Lo = 0,30-0,32 ; lo = 0,18-0,21.
Lav = 0,17-0,21.

Famille HIANTOPORIDAE MacGillivray, 1895
Genre *Tremopora* Ortmann, 1890

Tremopora radicifera (Hincks, 1881)
(Fig. 6)

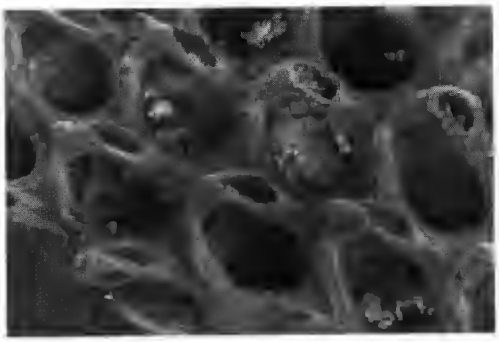


FIG. 6. — *Tremopora radicifera* (Hincks, 1881). Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 19-20 m. Pliocène supérieur. (R 62705 ; LP, MNHN). x 32.

Membranipora radicifera Hincks, 1881 : 5, pl. 2, fig. 6.
Tremopora radicifera (Hincks) – Canu & Lecointre 1927 : 29. – Buge 1957 : 159.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) :

10-11 m ; 12-13 m ; 19-20 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : Australie. Miocène inférieur : France, Autriche, Pologne. Miocène supérieur : Algérie, Tunisie, Crète. Pliocène : Espagne, Portugal, Italie, États-Unis. Actuel : Pacifique (Philippines, Australie).
C'est une espèce d'eaux chaudes vivant de 30 à 80 m de profondeur.

DESCRIPTION
Zoarium bilamellaire. Zoécies entoutées par un cadre arrondi, lisse, fortement relevé dans sa partie distale. L'opésie occupe la quasi-totalité de la zoécie. Au sommet de la zoécie, on observe la trace de deux grosses épines. Latéralement, trace d'un aviculaire ovale.
Pas d'ovicelles sur nos spécimens.
Lz = 0,60-0,70 (0,66) ; lz = 0,45-0,50 (0,48).
Lo = 0,40-0,42 ; lo = 0,28-0,33.

REMARQUE
Canu & Lecointre avaient décrit trois variétés dans les faluns (*typica*, *intermedia*, *bifoliata*). Buge les réunit dans la même espèce.
Cette espèce, répandue uniquement dans les mers chaudes, n'existe pas dans le Pliocène des pays nordiques.

Division COILOSTEGA Levinsen, 1902
Famille MICROPORIDAE Hincks, 1880
Genre *Micropora* Gray, 1848

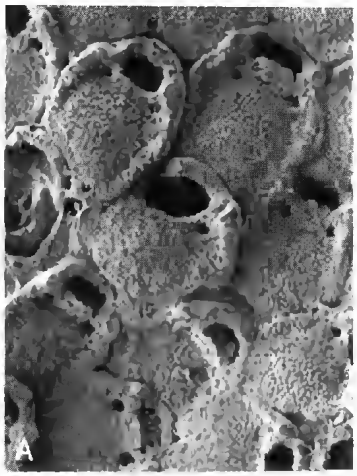
Micropora parvicella Canu *et* Lecointre, 1927
(Fig. 7A, B)

Micropora parvicella Canu *et* Lecointre, 1927 : 34, pl. 5, figs 6-8. – Buge 1957 : 165.

MATÉRIEL.— Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe, (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : Autriche (bassin de Vienne), Pologne, France (bassin de la Loire).

Zoarium encroûtant. Zoécies rhombiques, en quinconce, entourées par un cadre fin, lisse, peu saillant, formant deux petits tubercules latéraux au niveau de la base de l'aperture.
Cryptocyste déprimé, finement granuleux, perforé distalement par deux opésiules.
Aperture semi-circulaire à bord proximal rectiligne.
Ovicelle.
Lz = 0,28-0,32 ; lz = 0,24-0,26.



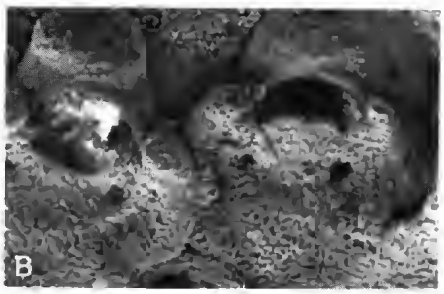


FIG. 7. — *Micropora parvicella* Canu *et* Lecointre, 1927. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62707 ; LP, MNHN). **A**, x 80. **B**, zoécies ovicellées, x 120.

REMARQUE
Nous possédons deux spécimens de cette espèce caractérisée par ses faibles dimensions zoéciales.

Genre *Crepis* Jullien, 1882

Crepis longipes Jullien, 1882
(Fig. 8A, B)

Crepis longipes Jullien, 1882 : 522, pl. 17, figs 60, 61. – Harmelin & d'Hondt 1992 : 39, pl. 3, figs C-D.

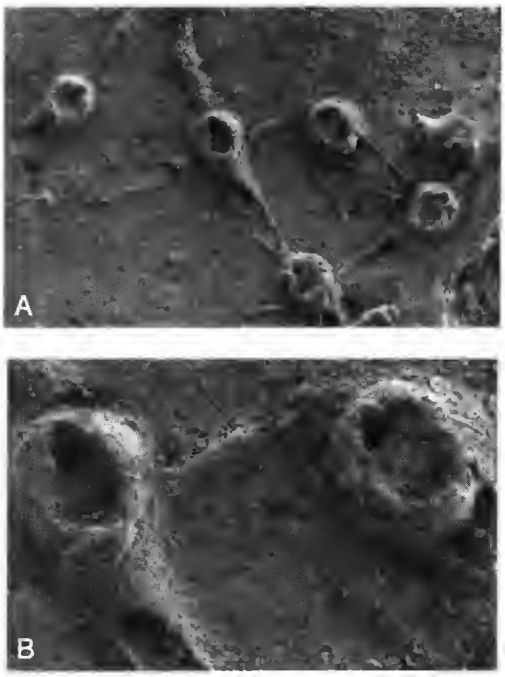


FIG. 8. — *Crepis longipes* Jullien, 1882. Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 19-20 m. Pliocène supérieur. (R 62702 ; LP, MNHN). **A**, x 26. **B**, x 80.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Actuel : Atlantique nord-est.
Cette espèce n'est connue que du bathyal supérieur (360 à 2000 m).

Notre unique spécimen correspond à la description et aux figurations des auteurs. Il n'est pas ovicellé.

REMARQUE
La découverte de l'ovicelle par Harmelin & d'Hondt (1992) les a conduits à classer le genre *Crepis* parmi les Microporidae. Il n'existe que trois espèces attribuées au genre *Crepis*, toutes trois sont des espèces actuelles dont deux indo-malaises. *C. longipes* est une espèce connue dans le bathyal supérieur de l'Atlantique nord-est (les citations de la région malaise sont douteuses).
C'est la première citation du genre et de l'espèce à l'état fossile.

Genre *Steraechmella* Lagaaij, 1952

Steraechmella minor (Canu, 1912)

Gargantua bidens var. *minor* Canu, 1912 : 202, pl. 10, fig. 20.
Gargantua falunica Canu *et* Lecointre, 1927 : 33, pl. 4, figs 1, 2.
Steraechmella minor (Canu) – Lagaaij 1952 : 40, pl. 3, fig. 6. - Buge 1957 : 167.
Steraechmella sp. Bishop *et* Hayward 1989 : 10, figs 31, 32.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassin de la Loire). Pliocène : Angleterre, Pays-Bas.

Un seul spécimen non ovicellé. Les dimensions correspondent sensiblement à celles données par Lagaaij.
C'est la première citation dans le Pliocène de l'Ouest de la France.

Famille CALPENSIIDAE Canu *et* Bassler, 1923
Genre *Calpensia* Jullien, 1888

Calpensia gracilis (Munster, 1826)
(Fig. 9)

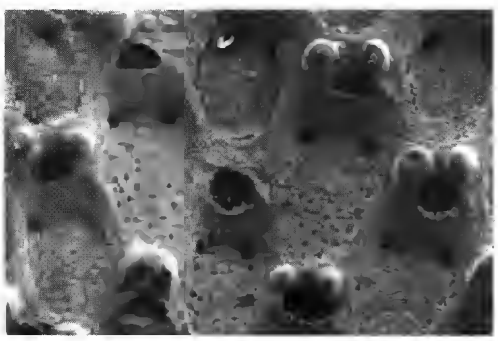


FIG. 9. — *Calpensia gracilis* (Munster, 1826). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62704 ; LP, MNHN). Présence de deux tubercules, ils sont coalescents sur une zoécie en bas à gauche, x 48.

Cellepora gracilis Munster, 1826 *in* Goldfuss : 102, pl. 36, fig. 13.
v *Eschara andegavensis* Michelin, 1848 : 329, pl. 78, fig. 11.
v *Membranipora andegavensis* (Michelin) – Busk 1859 : 35, pl. 2, fig. 5.
v *Calpensia andegavensis* (Michelin) – Buge 1957 : 176, pl. 9, figs 2, 3.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Oligocène : Égypte, Italie, Allemagne. Miocène moyen : Autriche, France (bassin de la Loire), Tchécoslovaquie.

DESCRIPTION
Notre matériel semble bien correspondre à l'espèce décrite sous le nom de *E. andegavensis* Michelin dont nous avons pu observer le type. La différence porte sur la plus grande irrégularité des zoécies et la présence quasi constante de un ou deux tubercules pouvant devenir coalescents dans les angles inférieurs des cellules ; ce deuxième caractère avait d'ailleurs amené Bobies à créer une sous-espèce *C. gracilis nodifera*. Sur l'holotype de *E. andegavensis* les nodules sont présents mais seulement à titre exceptionnel.
Les mesures effectuées sur nos spécimens rentrent dans le domaine de variabilité de *C. gracilis*. Il ne semble plus possible à l'heure actuelle de distinguer des espèces par le seul critère des mensurations.

Famille STEGINOPORELLIDAE Bassler, 1953
Genre *Steginoporella* Smitt, 1873

Steginoporella brevis punctata
Canu *et* Lecointre, 1927
(Fig. 10A, B)

v *Steginoporella punctata* Canu *et* Lecointre, 1927 : 42, pl. 5, fig. 1.
Steginoporella brevis var. *punctata* (Canu *et* Lecointre) – Buge 1957 : 184, fig. 28.
v *Steginoporella brevis punctata* (Canu *et* Lecointre) – Pouyet & David 1979 : 770, pl. 2, fig. 10 ; pl. 4, fig. 6.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 25-26 m, Pliocène supérieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

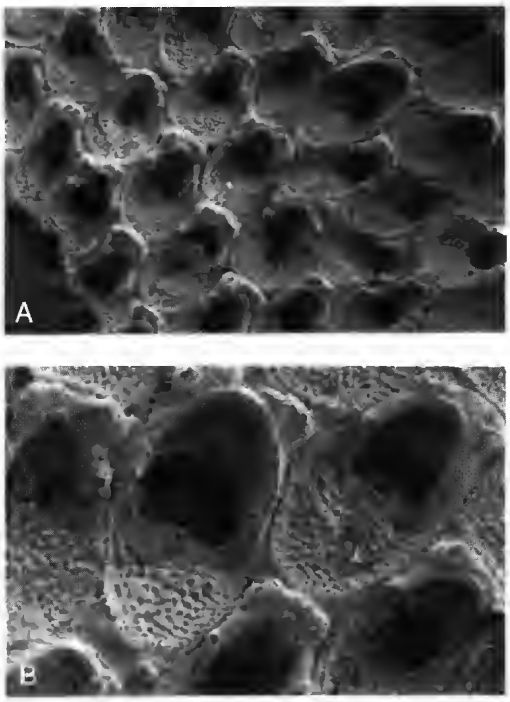


FIG. 10. — *Steginoporella brevis punctata* Canu *et* Lecointre, 1927. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 52-54,5 m. Pliocène inférieur. (R 62714 ; LP, MNHN). **A**, x 26. **B**, une zoécie B avec son auvent arrondi. Tubercules visibles. x 62.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire). Pliocène : France.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies ovales, peu régulières car elles s'adaptent aux irrégularités du support (galets, fragments de coquilles). Cadre mince s'épaississant dans la partie distale de la zoécie, pouvant alors former un bourrelet assez saillant. Opésie transverse. Cryptocyste déprimé avec opésiules arrondies.
Les zoécies B sont de plus grande taille avec auvent sus-apertural arrondi.
Sur certaines colonies et sur certaines zoécies présence de tubercules dans la partie distale ; ces tubercules peuvent devenir coalescents.
Zoécies A : Lz = 0,50-0,62 ; lz = 0,32-0,39.
Zoécies B : Lz = 0,70-0,85 ; lz = 0,40-0,56.

REMARQUE
Malgré la présence (non constante) des tubercules qui n'existent pas sur l'holotype, il ne semble pas qu'il s'agisse d'une espèce distincte. Ces tubercules ne sont pas sans rappeler ceux que l'on trouve chez *Calpensia gracilis*.

Division PSEUDOSTEGA Levinsen, 1909
Famille CELLARIIDAE Hincks, 1880
Genre *Cellaria* Ellis *et* Solander, 1786

Cellaria crassa Wood, 1844
(Fig. 11A, B)

Cellaria crassa Wood, 1844 : 17.
Salicornaria crassa (Wood) Busk *pars* 1859 : 22, pl. 21, fig. 4 (*non* fig. 6).
Cellaria crassa (Wood) – Lagaaij 1952 : 50, pl. 4, fig. 7. – Bishop & Hayward 1989 : 12, figs 41-43.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 8-9 m ; 10-11 m ; 12-13 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 39 m ; 43 m, Pliocène inférieur.
Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Italie ?

DESCRIPTION
Zoarium cylindrique. Zoécies hexagonales ou losangiques.
Orifice transverse, subcentral avec deux denticules proximaux et deux distaux.
Aviculaires interzoéciaux ayant à peu près la taille d'une zoécie. Grosse opésie ovale avec rostre distal arrondi.
Ovicelle endotoïchale : le denticule caractéristique signalé par Lagaaij n'est jamais conservé sur notre matériel.
Diamètre des rameaux : 0,54-1,08 (0,76).
Lz = 0,30-0,42 (0,36) ; lz = 0,20-0,28 (0,24).
Lav = 0,24-0,30 (0,27) ; lav = 0,18-0,25 (0,22).
Lo = 0,08 ; lo = 0,11.

REMARQUE
Buge a décrit dans le Pliocène de Charente-Maritime un *Cellaria tridenticulata* proche de *C. crassa* par ses dimensions zoéciales, mais sans denticules oraux distaux et dont l'aviculaire interzoécial est plus grand.

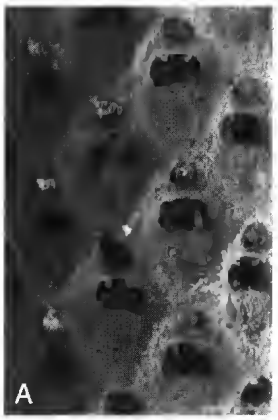


FIG. 11. — *Cellaria crassa* Wood, 1844. **A**, Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche), niveau 38 m. Pliocène inférieur. (R 62710 ; LP, MNHN). x 62. **B**, Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 12-13 m. Pliocène supérieur. (R 62711 ; LP, MNHN). Aviculaire interzoécial. x 80.

Cellaria fistulosa (Linné, 1758)

Cellaria fistulosa Linné, 1758 : 804.
Cellaria fistulosa Auct. – Buge 1957 : 196, pl. 8, fig. 5. – Galopim de Carvalho 1971 : 92, pl. 15,

figs 6, 7, text-fig. 12. – Alvarez 1989 : 292, pl. 1, figs 1, 2.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 8-9 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m ; 44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Oligocène : Allemagne, Italie. Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche. Miocène supérieur : Portugal, Italie, Crète, Algérie, Maroc. Pliocène : Portugal, Espagne, Italie, Pays-Bas. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique, Méditerranée, Adriatique.
Espèce cosmopolite mais absente des régions arctique et antarctique. De 0 à 200 m de profondeur.

DESCRIPTION
Les aviculaires interzoéciaux quadrangulaires ont une opésie elliptique transverse. Leur longueur est d'environ un tiers de celle des zoécies.
Diamètre des rameaux : 0,64-0,88 (0,75).
Lz = 0,33-0,42 (0,37) ; lz = 0,17-0,27 (0,22).
Lav = 0,11-0,15 (0,13) ; lav = 0,10-0,16 (0,14).

REMARQUE
En l'absence d'aviculaires interzoéciaux, il est souvent difficile de séparer *C. fistulosa* et *C. sinuosa*.
Contrairement à l'opinion de Buge, les dimensions zoéciales ne sont pas sensiblement différentes chez les deux espèces.

Cellaria sinuosa (Hassall, 1841)
(Fig. 12A, B)

Farcimia sinuosa Hassall, 1841 : 172, pl. 6, figs 1-2.
Salicornaria sinuosa (Hassal) – Busk 1859 : 23, pl. 21, fig. 5.
Cellaria sinuosa (Hassal) – Lagaaij 1952 : 48, pl. 4, figs 4, 5. – Buge 1957 : 195, pl. 8, fig. 6. – Alvarez 1989 : 289, pl. 1, figs 3-5. – Bishop & Hayward 1989 : 12, figs 38-40.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 8-9 m ; 10-11 m ; 12-13 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m ; 44-45 m ; 65-66 m, Pliocène moyen.
Carentan, Saint-Julien 1 (Manche) : 12-13 m, Pliocène inférieur.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 49 m, Pliocène inférieur.
Rauville-la-Place, la Brummanerie 1 (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 34,5-37 m, Pliocène moyen ; 48-49,5 m ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

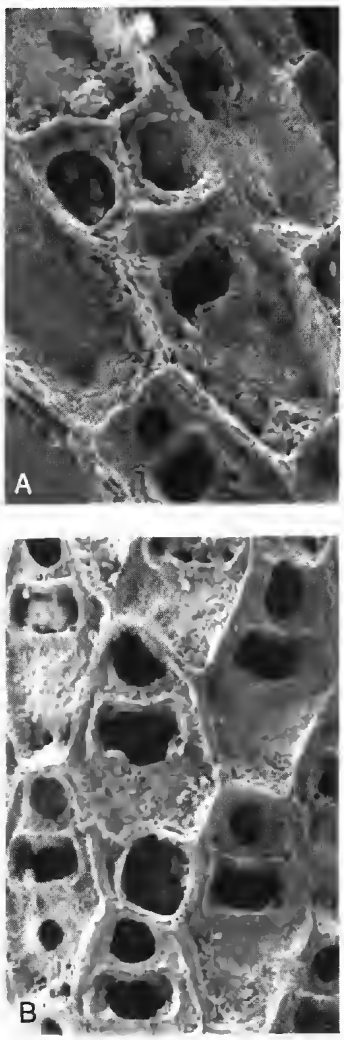


FIG. 12. — *Cellaria sinuosa* (Hassall, 1841). Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 (Manche), niveau 7-8 m. Pliocène moyen. **A**, (R 62708 ; LP, MNHN), deux aviculaires jumelés, x 120. **B**, (R 62709 ; LP, MNHN), zoécies avec ovicelle, x 100.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Portugal, France (bassin de la Loire). Actuel : Atlantique (de l'Écosse à Tanger), Méditerranée occidentale.
Espèce d'eaux tempérées, de 0 à 100 m en Méditerranée, pouvant aller jusqu'à 180 m dans le golfe de Gascogne.

DESCRIPTION
Nombreux petits internœuds cylindriques. Zoécies hexagonales ou losangiques, séparées par un cadre mince, saillant. Sur un même fragment peuvent cohabiter des zoécies losangiques et d'autres hexagonales.
Orifice trapézoïdal dont la base la plus grande est située dans la partie médiane de la zoécie. Denticules proximaux et distaux (une paire de chaque) pas toujours bien conservés.
Aviculaires interzoéciaux quadrangulaires, à grande opésie qui, bien conservée, est triangulaire, dissymétrique. Ils peuvent être jumelés.
Diamètre des rameaux : 0,68-1,80 (0,95).
Lz = 0,33-0,46 (0,38) ; lz = 0,18-0,27 (0,21).
Lav = 0,14-0,18 (0,16) ; lav = 0,15-0,20 (0,17).

REMARQUE
Cette espèce est la plus abondante dans nos gisements.

Genre *Melicerita* Milne Edwards, 1836

Melicerita charlesworthii Milne Edwards, 1836
(Fig. 13A, B)

Melicerita charlesworthii Milne Edwards, 1836 : 26, pl.12, fig. 19.
Melicerita charlesworthii (Milne Edwards) – Busk 1859 : 70, fig. 4. – Lagaaij 1952 : 54, pl. 3, fig. 7. – Buge 1957 : 198, pl. 9, fig. 1. – Bishop 1987 : 9, figs 10-12.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 8-9 m ; 10-11 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m ; 44-45 m, Pliocène moyen ; 89-90 m, Pliocène inférieur.
Saint-George-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 38 m, Pliocène inférieur.
Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 8,1-8,5 m, Pliocène supérieur. La Brumannerie 1 (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 34,5-37 m, Pliocène moyen ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Belgique, Pays-Bas, France.

DESCRIPTION
Cette espèce est bien caractérisée par sa forme zoariale : zoarium cellariiforme libre, bilamellaire. Zoécies hexagonales ou rhombiques, quinconciales, régulières, séparées par un cadre commun, saillant.
Orifice subcentral, semi-circulaire, à bord inférieur convexe, avec deux forts denticules proximaux faisant face à deux denticules distaux plus petits.
Aviculaires interzoéciaux dispersés sur le zoarium, irréguliers, avec une ouverture falciforme.
Ovicelle endotoïchale visible par son orifice

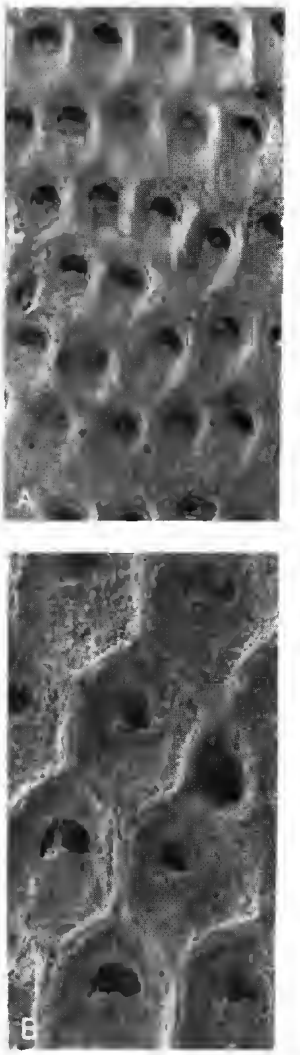


FIG. 13. — *Melicerita charlesworthii* Milne Edwards, 1836. **A**, Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 19-20 m. Pliocène supérieur. (R 62712 ; LP, MNHN). x 40. **B**, Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche), niveau 8,1-8,5 m. Pliocène supérieur. (R 62713 ; LP, MNHN). Portion de zoarium avec aviculaire, x 80.

arrondi au-dessus de l'aperture.
Lz = 0,35-0,38 (0,37) ; lz = 0,25-0,34 (0,29).
Lo = 0,08 ; lo = 0,19.
Lav = 0,22 ; lav = 0,15.

REMARQUE
Espèce caractéristique du Pliocène, elle n'a jamais été signalée dans l'Helvétien du bassin de la Loire.

Division CELLULARINA Smitt, 1867
Famille SCRUPOCELLARIIDAE Levinsen, 1909
Genre *Scrupocellaria* Van Beneden, 1845

Scrupocellaria sp.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 14,5-17 m, Pliocène supérieur.

DESCRIPTION
Quelques petits fragments unisériés ne comportant jamais plus de cinq zoécies. Aréa ovale. Gymnocyste bien développé dans la partie proximale. Aucune trace d'épines. Un aviculaire latéral petit, saillant. Pas d'aviculaire frontal.
Vibraculaire dorsal.
Pas d'ovicelle.

REMARQUE
Les *Scrupocellaria* sont toujours difficiles à déterminer chez les fossiles car plusieurs caractères spécifiques sont liés à la présence d'un nombre défini d'aviculaires à la bifurcation. Busk (1859) a bien signalé un *S. scruposa* dans le Pliocène d'Angleterre, mais il n'avait qu'un seul spécimen et la détermination est douteuse.

Sous-ordre ASCOPHORA Levinsen, 1909
Famille CRIBRILINIDAE Hincks, 1880
Genre *Cribrilina* Gray, 1848

Cribrilina gathensis n.sp.
(Fig. 14 A-D)

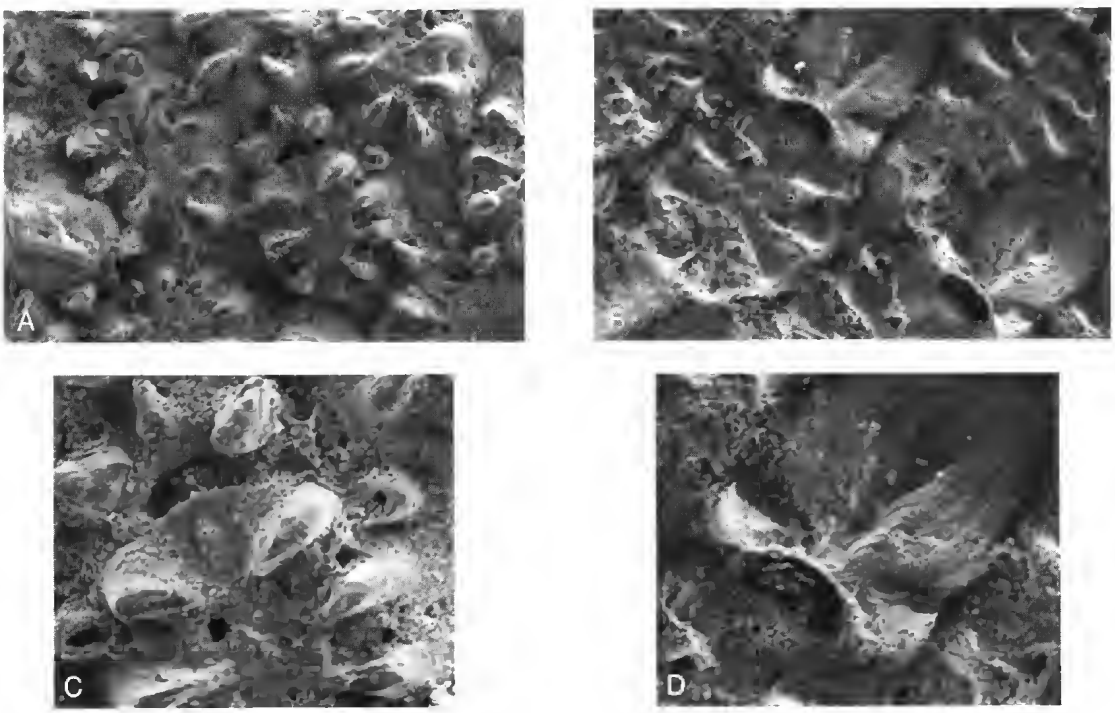


FIG. 14. — *Cribrilina gathensis* n.sp. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62715 ; LP, MNNN). **A**, x 100. **B**, x 120. **C**, les trois épines orales sont nettement visibles. Noter la présence des aviculaires latéraux entre la première et la deuxième paire de costules, x 160. **D**, ovicelle avec protubérance médiane, longitudinale et les deux épines orales, x 146.

HOLOTYPE. — Le spécimen figuré Fig. 14A-D, R 62715 (LP, MNHN).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom du gisement.

LOCUS TYPICUS. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche).

STRATUM TYPICUM. — Pliocène inférieur.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe, (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

DESCRIPTION

Zoarium encroûtant. Zoécies arrondies, distinctes, séparées par de profonds sillons. La paroi frontale est constituée de sept à neuf costules à talon très saillant. Présence de lacunes entre les côtes, elles sont surtout bien nettes dans la zone périphérique.

Orifice secondaire semi-circulaire avec bord inférieur légèrement convexe. Présence de trois épines chez les zoécies non ovicellées : une médiane et deux latérales ; ces épines sont courtes et fortes. Chez les zoécies ovicellées, il ne subsiste que les deux épines latérales qui se collent contre l'ovicelle.

Grosse ovicelle proéminente, plus longue que large, avec une protubérance frontale longitudinale.

Présence inconstante de deux petits aviculaires horizontaux, triangulaires à bec orienté vers l'extérieur, situés immédiatement sous la première paire de côtes.

Lz = 0,28-0,33 (0,31) ; lz = 0,22-0,25 (0,24).
lov = 0,16-0,19.

REMARQUE

C. gathensis est bien caractérisée par ses épines courtes et épaisses, par la position de ses aviculaires (quand ils existent), situés sous la première paire de côtes.

En 1994, Bishop a révisé les espèces de *Cribrilina* et *Collarina* du domaine nordique. Il a ainsi refiguré et redécrit *C. mucronata* Canu *et* Lecointre, 1925, du Miocène moyen de l'Ouest de la France, présente aussi dans le Pliocène de Grande-Bretagne. Les dimensions zoéciales sont proches mais *C. gathensis* ne montre pas de mucron sous-apertural. La présence constante de trois épines (ou deux chez les zoécies ovicellées), la position des aviculaires, l'ovicelle carénée différencient nettement les deux espèces.

C. cryptooecium Norman, 1903, également présente en Normandie et en Grande-Bretagne, a des zoécies plus grandes, seulement deux épines orales et les aviculaires latéraux sont adjacents à l'orifice.

Genre *Puellina* Jullien, 1886

Puellina* aff. *innominata (Couch, 1844)

Lepralia innominata Couch, 1844 : 114, pl. 22, fig. 4. – Busk *non* 1859 : 40, pl. 4, fig. 2.
Cribrilaria innominata (Couch) – Harmelin 1970 : 84, figs 1d-f, 2 ; pl. 1, figs 4-6. – Bishop 1986 : 96, figs 1-8. – Bishop & Household 1987 : 33, figs 50-58.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Elle est difficile à établir en raison des multiples confusions avec *C. radiata*. Actuel : d'après les travaux de Bishop & Household (1987), il semble que l'espèce soit limitée à l'Atlantique NE.
Vit depuis 5 m de profondeur jusqu'à 120 m en Méditerranée, mais beaucoup plus profondément ailleurs. Espèce eurytherme.

DESCRIPTION

Nous avons de rares colonies sur des bivalves. Zoécies de forme très variable, généralement subovales. Le gymnocyste est souvent peu développé dans la partie proximale. La frontale est constituée de quatre paires de costules saillantes convergeant vers le centre et formant un umbo saillant, conique. Les deux premières costules forment un triangle avec lacune. Orifice semi-circulaire à bord proximal droit et cinq épines orales. Grosse ovicelle hyperstomiale avec carène longitudinale. Absence d'aviculaires.

REMARQUE

Notre matériel se caractérise par l'umbo central bien développé, la petite taille des zoécies (Lz = 0,28-0,35 ; lz = 0,22-0,28) et l'absence totale d'aviculaires.

Famille HIPPOTHOIDAE Levinsen, 1909
Genre *Hippothoa* Lamouroux, 1821

Hippothoa distans MacGillivray, 1869

Hippothoa distans MacGillivray, 1869 : 130 –

Buge 1957 : 213.
Hippothoa flagellum (Manzoni) – Canu & Lecointre 1928 : 52, pl. 10, fig. 3.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 9,2-10,7 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Existerait dès l'Oligocène. Actuel : cosmopolite. En raison des confusions entre plusieurs espèces, cette répartition est très aléatoire.

DESCRIPTION
Un seul spécimen de conservation médiocre encroûtant une huître. Zoécies unisériées, allongées, prolongées par un stolon pas très long. Frontale bombée faiblement carénée avec quelques rides transversales. Orifice subcirculaire avec sinus peu marqué.
Nous n'avons observé ni ovicelles, ni zoéciules.

REMARQUE
En 1952, Brown met en synonymie *H. distans* Mac Gillivray et *H. flagellum* Manzoni. Plus récemment Hastings (1979) et Gordon (1984) maintiennent deux espèces distinctes. Il est clair que bon nombre de citations doivent être révisées, de multiples confusions ayant eu lieu.

Haplopoma graniferum (Johnston, 1847) (Fig. 15)

Lepralia granifera Johnston, 1847 : 309, pl. 54, fig. 7.
Haplopoma graniferum (Johnston) – Lagaaij 1952 : 61, pl. 5, fig. 2. – Bishop & Hayward 1989 : 16, figs 55-56.

MATÉRIEL. — Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 33 m ; 37 m ; 39 m ; 45 m, Pliocène inférieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Pays-Bas. Actuel : Atlantique (côtes de Grande-Bretagne, France), Méditerranée occidentale.
C'est une espèce qui se rencontre dans les cinquante premiers mètres, souvent fixée sur des algues ou des gastropodes, balanes, etc.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant formant de petites plages plus ou moins circulaires. Zoécies allongées, hexagonales, à frontale convexe, translucide, avec nombreux petits pores ; elle forme généralement un umbo sous-apertural qui porte l'ascopore sur la partie interne.
Aperture semi-circulaire. Sur certaines zoécies présence de deux faibles proéminences latérales à la base de l'aperture.
Ovicelle de grande taille, également perforée et parfois avec une carène médiane.
Lz = 0,50-0,68 (0,60) ; lz = 0,34-0,43 (0,38).
La = 0,08-0,09 ; la = 0,12-0,14.
Lov = 0,38 ; lov = 0,37.

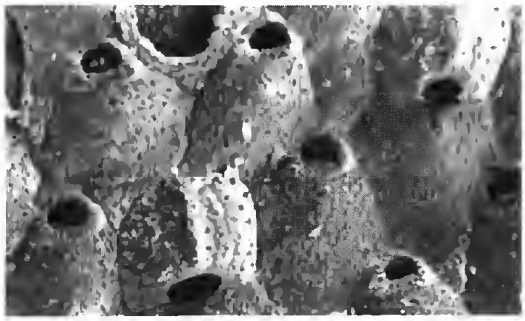


FIG. 15 — *Haplopoma graniferum* (Johnston, 1847). Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche), niveau 45 m. Pliocène inférieur. (R 62732 ; LP, MNHN). Portion de zoarium avec zoécies ovicellées. L'ovicelle a une carène médiane, x 52.

REMARQUE
L'aperture des zoécies ovicellées est plus grande que celle des zoécies normales.

Famille UMBONULIDAE Canu, 1904
Genre *Umbonula* Hincks, 1880

Umbonula megastoma (Busk, 1859) (Fig. 16)

Lepralia megastoma Busk, 1859 : 55, pl. 8, fig. 5.
Umbonula megastoma (Busk) – Lagaaij 1952 : 91, pl. 9, fig. 3. – Bishop 1987 : 14, figs 32, 33.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Belgique, Pays-Bas.

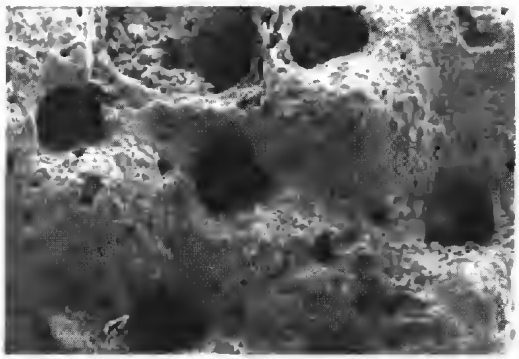


FIG. 16. — *Umbonula megastoma* (Busk, 1859). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 48-49,5 m. Pliocène inférieur. (R 62718 ; LP, MNHN). x 66.

Nos rares spécimens semblent correspondre à l'espèce décrite dans le Pliocène d'Angleterre et des Pays-Bas, bien que les pores aréolaires soient peu nets.
Lz = 0,43-0,50 ; lz = 0,30-0,35.
La = 0,12 ; la = 0,12-0,14.

REMARQUE
Mis à part une citation douteuse dans le Miocène du bassin rhodanien, c'est une espèce du Pliocène atlantique (Angleterre, Pays-Bas, Portugal).

Genre *Hippopleurifera* Canu, 1927

Hippopleurifera sedgwicki
(Milne Edwards, 1836)
(Fig. 17)

Eschara sedgwicki Milne Edwards, 1836 : 330, pl. 10, fig. 5 – Busk, 1859 : 67, pl. 10, fig. 1.
Hippopleurifera sedgwicki (Milne Edwards) – Lagaaij 1952 : 93, pl. 8, fig. 6, pl. 9, fig. 4. – Buge 1957 : 265. – Bishop 1987 : 17, figs 37-39.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 1-11 m ; 10-11 m : 19-20 m, Pliocène supérieur ; 65-66 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 39 m, Pliocène inférieur.
Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville (Manche) : 25-26 m, Pliocène moyen.

RÉPARTITION. — Néogène : Maroc. Miocène inférieur : Portugal, France (bassin de la Loire). Miocène moyen : Autriche, France (bassin de la Loire). Miocène supérieur : Maroc. Pliocène : Angleterre, Belgique, Portugal, Espagne, Tunisie, France.

DESCRIPTION
Zoarium bilamellaire. Zoécies bordées par une rangée de gros pores aréolaires et recouvertes par un trémocyste à gros pores.
Aperture plus longue que large dont le poster concave est séparé de l'anter par deux condyles. Péristome mince portant une paire d'épines distales.
Petit mucron devant l'aperture.
Latéralement, de chaque côté de l'aperture, présence d'un aviculaire arrondi à allongé. L'un des deux (rarement les deux) peut se développer fortement.
Il peut y avoir en plus un aviculaire frontal, central, sous le mucron.

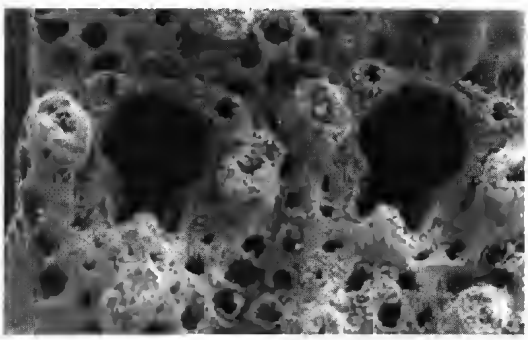


FIG. 17. — *Hippopleurifera sedgwicki* (Milne Edwards, 1836). Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 1-11 m. Pliocène supérieur. (R 62724 ; LP, MNHN). Petit aviculaire frontal présent. x 80.

REMARQUE
Les deux épines sont constantes. L'aviculaire frontal est très fréquent.

Famille SCHIZOPORELLIDAE Jullien, 1903
Genre *Schizoporella* Hincks, 1877

Schizoporella patula Hayward *et* Ryland, 1995
(Fig. 18A, B)

Schizoporella patula Hayward *et* Ryland, 1995 :

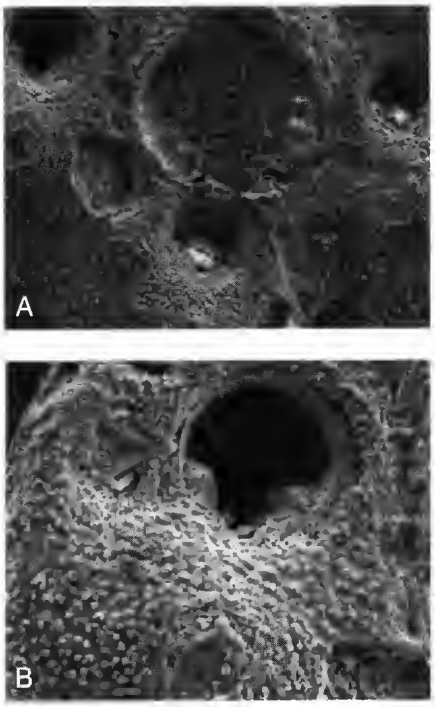


FIG. 18. — *Schizoporella patula* Hayward *et* Ryland, 1995. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 52-54,5 m. Pliocène inférieur. **A**, (R 62726, LP, MNHN). Empreinte de l'ovicelle. x 80. **B**, x 160.

42, pl. 4.
Schizoporella unicornis (Reuss) – Canu & Lecointre 1928 : 71, pl. 11, fig. 12.
Schizoporella unicornis (Reuss) – Lagaaij 1952 : 65, pl. 5, fig. 7.
Schizoporella dunkeri (Reuss) – Ryland 1968 : 538, figs 2, 3 B. – Bishop & Hayward 1989 : 18, figs 67-69.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Elle doit être revue en fonction de la remarque ci-dessous. Miocène moyen : France (bassin de la Loire). Pliocène : Angleterre, Belgique, Pays-Bas. Actuel : Atlantique oriental (de la Norvège au détroit de Gibraltar), Méditerranée.
Espèce essentiellement boréale.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant formant des plages circulaires. Zoécies quinconciales, convexes, séparées par de profonds sillons. La frontale est bordée par une rangée de pores aréolaires puis recouverte d'un trémocyste à pores irréguliers et étirés ; elle s'élève en un umbo pointu face au sinus aperrural. Aperture terminale avec un antre semicirculaire plus large que long, séparé du posrer en forme de U par deux forts condyles. Aviculaire oral soit unique soit par paires, situé au niveau de l'aperture, saillant, rriangulaire, oblique, la mandibule étant dirigée distalement et vers l'extérieur. Grosse ovicelle hypersromiale ne subsistant que sous forme de trace.
Lz = 0,59-0,77 (0,64) ; lz = 0,40-0,48 (0,44).
lo = 0,13.

REMARQUE
Lors de la révision des schizoporelles britanniques, Hayward & Ryland (1995) ont démontré que *S. dunkeri* (Reuss, 1848) était synonyme de *S. longirostris* Hincks, 1886. Ils onr donc créé plusieurs espèces nouvelles en se fondant seulement sur du matériel actuel. Notre matériel semble bien correspondre à *S. patula* mais les zoécies sont moins larges et nous n'avons aucune ovicelle intacte.
Il semble absolumenr nécessaire de poursuivre l'œuvre de Hayward & Ryland en réexaminant le marériel terriaire.

Genre *Arthropoma* Levinsen, 1909

Arthropoma aff. ***cecilii*** (Savigny-Audouin, 1826)

Flustra cecilii Savigny, 1826, pl. 8, fig. 3. – Audouin ; 239.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène : Floride. Pliocène : Sicile, Japon, Nouvelle-Zélande. Pléistocène : Californie. Actuel : Atlantique, Méditerranée, Pacifique.
Espèce cosmopolite sauf dans les mers froides et tempérées froides.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies assez régulières, peu convexes dont la frontale est uniformément perforée de petits pores, avec un petit umbo médian sous-apertural. Aperture terminale semicirculaire, à bord proximal rectiligne entaillé par un sinus étroit et arrondi. Un péristome mince

entoure la partie distale de l'aperture.
Lz = 0,64-0,73 ; lz = 0,36-0,43.
La (sans sinus) = 0,11 ; la = 0,12-0,13.

REMARQUE
Nous n'avons qu'un seul spécimen non ovicellé. La présence d'un péristome mince encadrant l'aperture est un caractère non signalé, pour cela nous ne pouvons affirmer la totale similitude avec *A. cecilii*.

Genre *Herentia* Gray, 1848

Herentia (Herentia) hyndmanni
(Johnston, 1847)

Lepralia hyndmanni Johnston, 1847 : 306, pl. 54, fig. 6.
Mastigophora hyndmanni (Johnston) – Canu & Lecointre *non* 1930 : 110, pl. 9, fig. 13. – Buge *non* 1957 : 234.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène supérieur : Maroc, Crète. Pliocène : Italie. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique oriental (de l'Écosse à Madère), Méditerranée occidentale, mer Égée.
Trouvée en Méditerranée dans des grottes entre 10 et 20 m de profondeur, c'est une espèce généralement plus profonde, fréquente entre 200 et 600 m, plus rare entre 60 et 100 m.

Le seul spécimen récolté présente les caractéristiques de l'espèce : frontale lisse avec quelques gros pores aréolaires ; aperture avec petit sinus profond ; vibraculaire latéral.

REMARQUE
L'espèce, décrite dans les faluns miocènes du bassin de la Loire, est en réalité *Herentia* (*Therenia*) *falunica* (voir David & Pouyet 1979).

Genre *Schizomavella* Canu *et* Bassler, 1917

Schizomavella auriculata (Hassall, 1842)

Lepralia auriculata Hassall, 1842 : 411.
Lepralia bowerbankania Busk, 1859 : 50, pl. 7, fig. 4.
Schizomavella auriculata (Hassall) – Canu & Lecointre 1928 : 76, pl. 10, figs 11-13. – Lagaaij 1952 : 72, pl. 6, fig. 6. – Buge 1957 : 238 – Hayward & Thorpe 1995 : 663, pl. 1.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 10,7-12 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassins aquitain et rhodanien), Portugal. Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Portugal. Miocène supérieur : Algérie, Maroc. Pliocène : Italie, Grande-Bretagne, Pays-Bas, Belgique, Espagne. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (du Spitzberg aux Açores), Méditerranée (ouest) ?
Vit de 0 à 200 m de profondeur ; c'est une espèce eurytherme.

Nous avons trouvé un unique spécimen assez médiocrement conservé.

Famille HIPPOPORINIDAE Bassler, 1935
Genre *Hippoporina* Neviani, 1895

Hippoporina pertusa (Esper, 1797)
(Fig. 19A, B)

Cellepora pertusa Esper, 1797 : 149, pl. 10, figs 1, 2.
Hippoporina pertusa (Esper) – Lagaaij 1952 : 78, pl. 7, fig. 3. – Bishop 1987 : 10, figs 20, 21.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 9,2-10,7 m, 10,7-12 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Belgique, Angleterre, Panama, Tunisie. Pléistocène : Venezuela. Actuel : Atlantique (de l'Arctique à la Floride, de la Grande-Bretagne à l'Afrique (Cap Vert), Pacifique (Californie, Australie, Nouvelle-Zélande, Japon), Méditerranée occidentale, Adriatique.
Espèce cosmopolite récoltée entre 10 et 100 m de profondeur.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies assez irrégulières, séparées par un sillon. La frontale est un trémocyste à pores irréguliers. Orifice primaire avec bord proximal concave entouré par un péristome mince, lisse, se développant nettement latéralement.
Présence sporadique d'un aviculaire latéral, près de l'aperture.

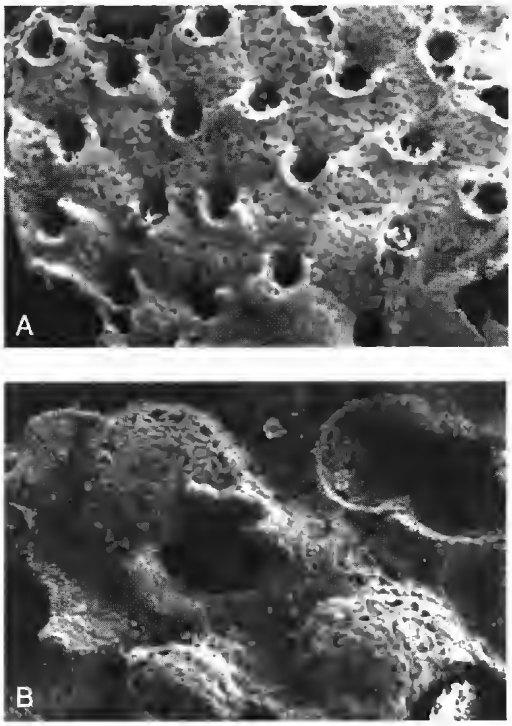


Fig. 19. — *Hippoporina pertusa* (Esper, 1797). Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche), niveau 9,2-10,7 m. Pliocène supérieur. (R 62728 ; LP, MNHN). **A**, x 40. **B**, ovicelles, x 100.

Ovicelle hyperstomiale, saillante, irrégulièrement perforée, les pores étant souvent plus nets sur la périphérie.

Genre *Buffonellaria* Canu *et* Bassler, 1917

Buffonellaria divergens (Smitt, 1873)
(Fig. 20)

Hippothoa divergens Smitt, 1873 : 47, pl. 9, figs 177, 179.
Stephanosella biaperta (Michelin) – Lagaaij 1952 : 74, pl. 6, fig. 8.
Buffonellaria divergens (Smitt) – Ryland 1969 : 220. – Hayward & Ryland 1979 : 204, fig. 86. – Bishop 1987 : 10, figs 17-19.

Matériel. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

Répartition. — En raison de la confusion entre

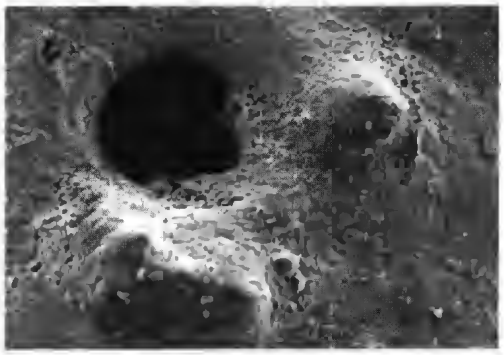


Fig. 20. — *Buffonellaria divergens* (Smitt, 1873). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62731 ; LP, MNHN). x 160.

B. divergens et *S. biaperta*, la répartition ne doit pas être considérée comme complète et définitive. Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Belgique. Actuel : Atlantique (côtes anglaises et bretonnes, Bermudes), Méditerranée occidentale (de l'Italie au Maroc).

Description
Zoarium encroûtant. Zoécies ovales, généralement peu convexes, séparées par des sillons peu marqués. Frontale lisse à pores marginaux indistincts, s'élevant en un petit mucron devant l'aperture. Orifice primaire avec sinus profond, en forme de U, avec deux condyles latéraux nets. Péristome mince. Absence d'épines. Généralement un aviculaire latéral oral à mandibule triangulaire dirigée proximalement. Il y a rarement deux aviculaires oraux. Quelques zoécies possèdent un aviculaire « géant » triangulaire, très saillant, toujours à orientation proximale. Ovicelle proéminente, sphérique, avec une aréa frontale plane limitée par un filet saillant et avec des pores allongés radiaires. L'ovicelle s'ouvre dans la péristomie.
Lz = 0,38-0,47 (0,44) ; lz = 0,28-0,36 (0,33).
La = 0,09-0,11 ; la = 0,09-0,10.

Remarque
Il semble y avoir eu de multiples confusions entre *Stephanosella biaperta* et *Buffonellaria divergens*. Ryland en 1969 met en évidence les caractéristiques des deux espèces. Il serait nécessaire de revoir la plupart des attributions à *S. biaperta* dont malheureusement le type semble avoir disparu des collections du Muséum.

Genre *Buffonellodes* Strand, 1928

? ***Buffonellodes incisa*** (Reuss, 1874)

v *Lepralia incisa* Reuss, 1874 : 168, pl. 3, fig. 4.
Buffonella incisa (Reuss) – Canu & Lecointre 1925 : 63, pl. 12, fig. 7. – Buge 1957 : 220.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m, Pliocène supérieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Garhe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : Portugal, France (bassin rhodanien). Miocène moyen : Autriche, France (bassin de la Loire), Portugal. Miocène supérieur : Algérie, Maroc. Pliocène : Espagne.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies très nettement individualisées, convexes, courtes, à frontale lisse. Aperture terminale très caractéristique : anter semi-circulaire, poster concave entaillé par une rimule arrondie ; deux forts condyles séparent l'anter et le poster. Le péristome mince porte la trace de quatre épines. Aviculaire frontal non constant, rare, situé latéralement, légèrement en dessous de la rimule, il est triangulaire, dirigé vers l'extérieur et placé sur un avicellaire très saillant. Ovicelle lisse, hyperstomiale, à frontale aplatie.

REMARQUE
La présence d'épines et les dimensions plus petites nous font douter de l'attribution réelle à cette es-pèce bien que les autres caractères soient identiques.

Genre *Hippadenella* Canu *et* Bassler, 1917

Hippadenella deshayesi (Milne Edwards, 1836) (Fig. 21A, B)

Eschara deshayesi Milne Edwards, 1836 : 331, pl. 10, fig. 4.
Hippadenella deshayesi (Milne Edwards) – Canu & Lecointre 1928 : 77, pl. 18, figs 1-3. – Buge 1957 : 249.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur.

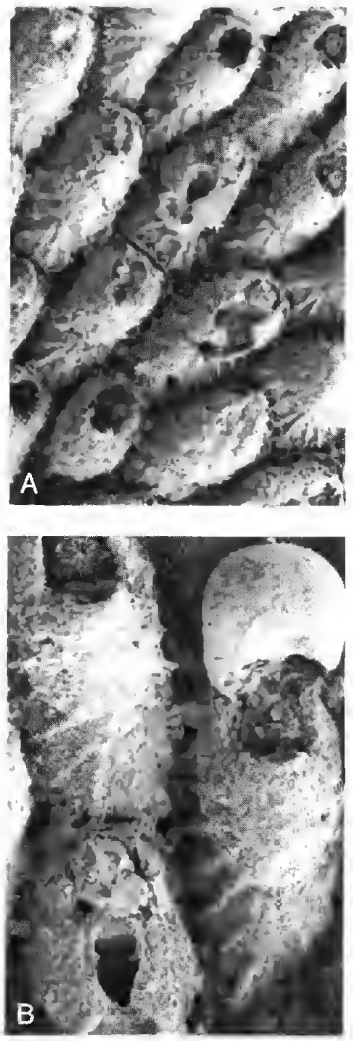


FIG. 21. — *Hippadenella deshayesi* (Milne Edwards, 1836). Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 25-26 m. Pliocène supérieur. (R 62722 ; LP, MNHN). **A**, x 40. **B**, x 80.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur et moyen : France (bassins rhodanien et de la Loire).

DESCRIPTION
Zoarium bilamellaire. Zoécies elliptiques, séparées par un profond sillon. Frontale très convexe couverte par un pleurocyste bordé de gros pores aréolaires allongés séparés par des costules. Grande aperture avec deux condyles très nets séparant un anter deux fois plus grand que le poster à bord concave. Péristome peu saillant.

Aviculaire frontal à orifice arrondi. Chez quelques zoécies, il est très développé, spatulé, occupant une grande partie de la frontale.
Grosse ovicelle hyperstomiale, lisse.
Lz = 0,56-0,83 (0,68) ; lz = 0,33-0,42 (0,38).
lov = 0,29.

REMARQUE
Cette espèce n'a pas été signalée dans le domaine nordique (Angleterre, Pays-Bas).

Famille EXOCHELLIDAE Bassler, 1935
Genre *Escharoides* Milne Edwards, 1836

Escharoides coccinea (Abildgaard, 1806)

Cellepora coccinea Abildgaard, 1806 : 30, pl. 146, figs 1, 2.
Peristomella coccinea (Abildgaard) – Canu & Lecointre 1930 : 88, pl. 19, figs 8-10.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m, Pliocène supérieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Éocène : États-Unis, France (bassin de Paris), Italie. Oligocène : Allemagne, Italie, États-Unis. Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Roumanie, Pologne, Tunisie. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Portugal, Italie (Sicile), Espagne, Tunisie. Pléistocène : Italie (Sicile). Actuel : Méditerranée occidentale, Adriatique, Atlantique oriental (du Spitzberg à Madère).
De 0 à 300 m dans des eaux tempérées froides ou chaudes, abondante dans les cent premiers mètres.

Cette espèce est très rare dans notre matériel. Les aviculaires sont très petits et ne sont pas présents sur toutes les zoécies.
E. coccinea ne semble pas exister dans le domaine nordique.

« Escharoides » infundibulata (Busk, 1859)

v *Lepralia infundibulata* Busk, 1859 : 54, pl. 8, fig. 4.
Escharoides infundibulata (Busk) – Lagaaij 1952 : 88, pl. 8, fig. 4.
« Escharoides » infundibulata (Busk) – Bishop & Hayward 1989 : 26, figs 107, 108.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Belgique, Portugal.

DESCRIPTION
Le péristome formant un manchon assez épais entourant l'aperture qui présente ici deux petits condyles, et l'ovicelle récumbente s'ouvrant dans la péristomie nous font attribuer deux spécimens à cette espèce. Les dimensions sont identiques à celles que nous avons pu mesurer sur le lectotype (BM, B 1677).
Lz = 0,70-0,80 (lectotype 0,67-0,74) ; lz = 0,48-0,53.
La = 0,11-0,13 ; la = 0,13-0,15.
Lov = 0,30 ; lov = 0,36-0,40.

Famille MICROPORELLIDAE Hincks, 1880
Genre *Microporella* Hincks, 1877

Microporella ciliata (Pallas, 1766)

Eschara ciliata Pallas, 1766 : 38.
Microporella ciliata (Pallas) – Canu & Lecointre 1928 : 61, pl. 7, fig. 6. – Lagaaij 1952 : 76, pl. 7, fig. 1.
Microporella ? ciliata (Pallas) – Bishop & Hayward 1989 : 22, figs 90, 91.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Oligocène : Allemagne. Miocène inférieur : Portugal, France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassins du Rhône, de la Loire), Autriche, Italie. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Belgique, Japon, Italie, Tunisie, Nouvelle-Zélande. Pléistocène : Italie, États-Unis (Virginie). Actuel : Atlantique oriental et occidental, Méditerranée, Pacifique (Japon, Nouvelle-Zélande, Galápagos).
Espèce cosmopolite tant dans les temps fossiles que dans l'actuel, elle vit dans les eaux tempérées à tempérées froides, de 0 à 660 m de profondeur.

Aisément reconnaissable, cette espèce est rare dans notre matériel.

Genre *Calloporina* Neviani, 1895

Calloporina parvicella Canu *et* Bassler, 1930

Calloporina parvicella Canu *et* Bassler, 1930 : 48
v *Calloporina decorata* (Reuss) – Canu & Lecointre 1928 : 61, pl. 7, fig. 8. – Bugc 1957 : 262.

MATÉRIEL. — Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) ; 35 m, Pliocène inférieur. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire).

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies hexagonales bordées d'une rangée de pores aréolaires, pouvant être recouvertes par un trémocyste à gros pores irréguliers. Aperture semi-circulaire avec six épines. Généralement un seul aviculaire latéral long et mince. Ascopore proéminent.
Lz = 0,45-0,48 ; lz = 0,37-0,44.
Lav = 0,19-0,20.

REMARQUE
Par ses dimensions plus faibles, cette espèce se différencie de *Calloporina decorata* (Reuss).

Famille ESCHARELLIDAE Levinsen, 1909
Genre *Escharella* Gray, 1848

Escharella octodentata (Hincks, 1880)
(Fig. 22)

Mucronella peachi var. *β (octodentata)* Hincks, 1880 : 361, pl. 51, fig. 2.
Escharella immersa var. *octodentata* (Hincks) – Gautier 1962 : 218.
Escharella octodentata (Hincks) – Hayward & Ryland 1979 : 142, fig. 55.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Actuel : Atlantique nord-oriental, (de la Norvège au nord de l'Espagne), Méditerranée occidentale.
Cette espèce supporte les eaux froides et vit en Méditerranée entre 85 et 200 m de profondeur.

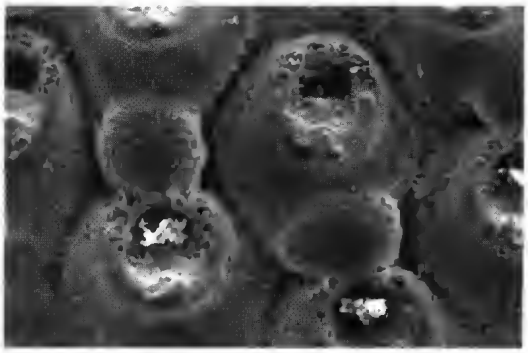


FIG. 22. — *Escharella octodentata* (Hincks, 1880). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62719 ; LP, MNHN). x 80.

DESCRIPTION
Zoécies avec frontale finement granuleuse et petits pores aréolaires souvent indistincts. Aperture avec lyrule plate et deux petits condyles. Le péristome s'élève en un petit mucron pointu devant l'aperture. Présence de huit épines qui subsistent même si la zoécie est ovicellée. De petite taille, l'ovicelle est récumbente.
Lz = 0,45-0,55 ; lz = 0,32-0,38.

Il semble que cette espèce n'ait jamais été citée à l'état fossile.

Escharella immersa (Fleming, 1828)

Berenicea immersa Fleming, 1828 : 533.
Lepralia peachi Busk *pars* 1859 : 48, pl. 5, figs 6-8 (non pl. 6, fig. 4).
Escharella immersa (Fleming) – Lagaaij *non* 1952 : 104, pl. 11, fig. 1 (= *Escharella* n.sp. d'après Bishop *et* Hayward 1989 : 32, figs 129-131). – Hayward & Ryland 1979 : 138, fig. 53.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, la Brumannerie 1 (Manche) : 9,2-10,7 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre. Actuel : Atlantique nord (côtes britanniques et américaines).
C'est une espèce d'eaux tempérées froides.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies irrégulières,

convexes. Frontale lisse bordée d'une rangée de pores aréolaires allongés, séparés par des costules. Aperture avec lyrule plate et large. Péristome avec six épines orales, formant un petit mucron. Grosse ovicelle plus large que haute.
Lz = 0,45-0,48 ; lz = 0,30-0,34.

REMARQUE
Espèce assez rare dans le Pliocène de Normandie, elle semble cependant bien correspondre à l'espèce de Fleming.

Escharella aff. *reussiana* (Busk, 1859)

v *Lepralia reussiana* Busk, 1859 : 53, pl. 8, fig. 2.
Mucronella reussiana (Busk) – Canu & Lecointre *non* 1930 : 99, pl. 19, fig. 7 (= *Escharella ventricosa* Hassall var. *parva* Buge 1957).
Escharella reussiana (Busk) – Lagaaij 1952 : 108, pl. 11, fig. 4. – Bishop & Hayward 1989 : 32, figs 132, 133.

MATÉRIEL. — Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 35 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène supérieur : Algérie, Maroc. Pliocène : Grande-Bretagne, Pays-Bas.

DESCRIPTION
Un unique zoarium encroûtant la valve interne d'un bivalve ; il ne comprend qu'une dizaine de cellules dont plusieurs sont incomplètes car brisées. Les zoécies sont distinctes, profondément séparées par des sillons. La frontale est un olocyste lisse bordé d'une rangée de petits pores aréolaires arrondis, réguliers. L'aperture est transverse avec une lyrule occupant les deux tiers de la largeur du bord proximal. Péristome mince entourant l'aperture avec deux épines distales. Grosse ovicelle un peu plus haute que large avec une rangée de petits pores tout autour.
Lz = 0,65-0,90 ; lz = 0,42-0,45.
Lov = 0,35 ; lov = 0,33.

REMARQUE
Notre spécimen ressemble au spécimen du British Museum n° D 6786 par la quasi-totalité des caractères y comptis les dimensions ; il en diffère par la présence d'épines orales. Par ce dernier caractère, il pourrait se rapprocher de *E. variolosa* mais la forme des pores aréolaires, l'ovicelle, tout comme les zoécies, sont beaucoup plus saillantes et les dimensions zoéciales sont plus petites chez *E. variolosa*.

Escharella variolosa (Johnston, 1838)

Lepralia variolosa Johnston, 1838 : 278, pl. 34, fig. 4. – Busk 1859 : 48, pl. 4, figs 4, 8 ; pl. 8, fig. 8.
Mucronella variolosa (Johnston) – Canu & Lecointre 1930 : 98.
Escharella variolosa (Johnston) – Lagaaij 1952 : 107, pl. 11, fig. 3. – Buge 1957 : 279. – Bishop 1987 : 18, figs 50, 51.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène supérieur : Algérie ?, Maroc. Pliocène : Angleterre, Pays-Bas, Belgique, Espagne, Italie (Sicile). Pléistocène: Italie. Actuel : Atlantique oriental (de la Grande-Bretagne aux côtes du Maroc), Méditerranée, Adriatique.
Vit dans des eaux tempérées de 10 à 200 m. Les citations dans la mer de Barents sont erronées, il semble que cette espèce ne dépasse pas le sud de la mer du Nord.

REMARQUE
Cette espèce est très rare dans notre matériel. Dans les faluns du bassin de la Loire, son existence n'est pas prouvée (voir Buge 1957).
La présence d'une (rarement deux) rangée de gros pores aréolaires, de deux à quatre épines péristomiales, d'un petit mucron sous-apertural, d'une lyrule, d'une grosse ovicelle bordée d'aréoles sont les traits qui caractérisent cette espèce.

Escharella ventricosa Hassall, 1842, *parva* Buge, 1957

Escharella ventricosa var. *parva* nov. Buge, 1957 : 283.
Mucronella reussiana (Busk) – Canu & Lecointre 1930 : 99, pl. 19, fig. 7.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France, bassin de la Loire.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies peu régulières, subhexagonales, séparées par un mince filet saillant. Frontale peu convexe constituée par un pleurocyste finement granuleux, bordée d'une rangée de pores aréolaires subarrondis.
Aperture terminale semi-circulaire avec lyrule plate sur son bord proximal. Péristome mince portant trois à cinq épines sur son bord distal et constituant une lèvre s'élevant en un petit rostre sur son bord proximal. Ovicelle inconnue.
Lz = 0,50-0,53 ; lz = 0,34-0,40.
La = 0,07-0,08 ; la = 0,11-0,13.

Famille SMITTINIDAE Levinsen, 1909
Genre *Smittina* Norman, 1903

Smittina cervicornis (Pallas, 1766)

Millepora cervicornis Pallas, 1766 : 252.
Porella cervicornis (Pallas) – Lagaaij 1952 : 97, pl. 10, figs 3, 4. – Buge 1957 : 271, pl. 11, fig. 4.
Smittina cervicornis (Pallas) – Bishop & Hayward 1989 : 28, figs 114-116 ; 30, figs 117-118.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 1 à 11 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassins aquitain et rhodanien). Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Portugal, Égypte, Autriche, Pologne, Tchécoslovaquie, Libye. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Belgique, Italie. Pliocène : Algérie, Tunisie, Espagne, Portugal, Italie, Pays-Bas. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (du golfe de Gascogne au Cap Vert), Méditerranée.
Espèce abondante en Méditerranée de -12 à -150 m dans les fonds détritiques et coralligènes.

DESCRIPTION
Zoarium adéoniforme, en petites frondes arrondies. Zoécies indistinctes. Péristome avec un petit aviculaire s'ouvrant dans la péristomie.
Nos spécimens sont très usés.

Genre *Smittoidea* Osburn, 1952

Smittoidea reticulata (MacGillivray, 1842)

Lepralia reticulata MacGillivray, 1842 : 467.
Smittina reticulata (MacGillivray) – Canu & Lecointre 1930 : 94, pl. 21, figs 1-4. – Lagaaij *non* 1952 : 94, pl. 9, fig. 5.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : France (bassins rhodanien, de la Loire), Autriche, Italie. Miocène supérieur : Algérie. Pliocène : Espagne, Italie (Sicile). Pléistocène : Japon. Actuel : Atlantique (de l'Arctique aux îles du Cap Vert), Méditerranée (Adriatique, mer Égée), Pacifique (côtes nord-américaines, Japon, Philippines).

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies allongées, subrectangulaires, bordées de gros pores aréolaires.
Péristome mince, triangulaire, échancré dans sa partie proximale.
Aviculaire frontal dans le prolongement de l'échancrure péristomiale, triangulaire, le bec étant dirigé vers la partie proximale de la zoécie. Il est soit rectiligne, soit légèrement oblique.
Ovicelle globuleuse légèrement aplatie, finement perforée.

Smittoidea* cf. *gibbera
(Canu *et* Lecointre, 1925)
(Fig. 23)

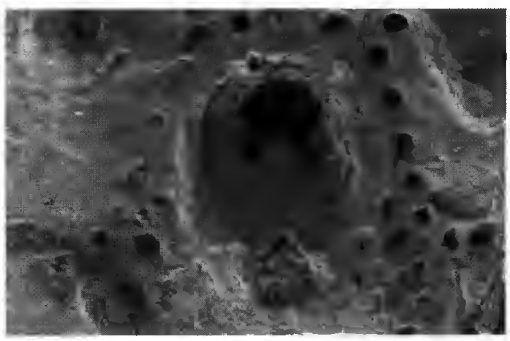


FIG. 23 — *Smittoidea* cf. *gibbera* Canu *et* Lecointre, 1925. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62720, LP, MNHN). x 120.

v *Smittina gibbera* Canu *et* Lecointre, 1925 : 96, pl. 19, figs 1, 2 ; pl. 20, figs 1-3. – Buge 1957 : 275.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire).

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies alternes, séparées par un sillon ; la frontale est un pleurocyste bordé de gros pores aréolaires. Présence devant l'aperture d'un umbo avicularien. Aperture avec deux fortes cardelles et une lyrule bien individualisée. Péristome mince, pouvant être bien latéralement développé. Ovicelle hyperstomiale, ne subsistant que sous la forme d'une empreinte.
Lz = 0,46-0,52 (0,49) ; lz = 0,28-0,34 (0,30).
La = 0,11-0,12 ; la = 0,10.

REMARQUE
Nous avons suivi Buge qui, sur ses étiquettes manuscrites, a attribué les spécimens à *S. gibbera*. Après avoir observé le matériel-type, nous notons les différences suivantes : cardelles présentes et pores aréolaires plus gros.

Smittoidea sp.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

DESCRIPTION
Un seul spécimen encroûtant. Zoécies très irrégulières rectangulaires à subhexagonales, séparées par un filet saillant. Frontale plane bordée de pores aréolaires allongés et faiblement granuleuse. Aperture terminale avec petite lyrule et minuscules cardelles. Péristome mince avec un très petit aviculaire arrondi dans l'échancrure.
Pas d'ovicelle.
Lz = 0,75-0,82 ; lz = 0,47-0,58.
La = 0,15-0,17 ; la = 0,17-0,19.

Genre *Rhamphostomella* von Lorenz, 1886

Rhamphostomella bugei n.sp.
(Fig. 24A, B)

HOLOTYPE. — Spécimen figuré Fig. 24A, B ; LP, MNHN (Paris) R 62727.

LOCUS TYPICUS. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche).

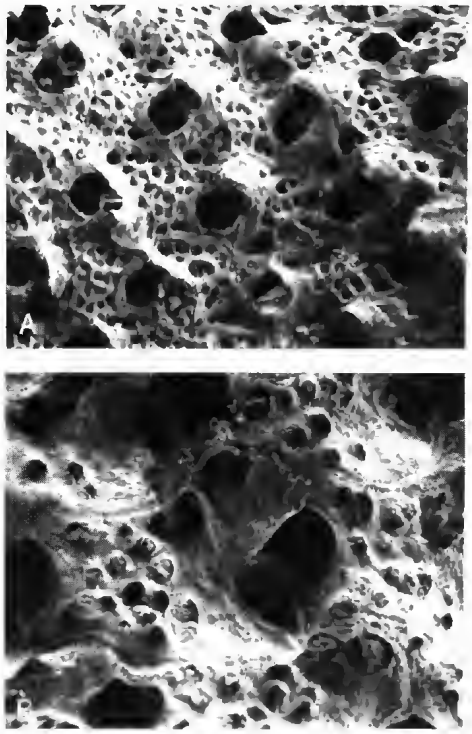


FIG. 24. — *Rhamphostomella bugei* n.sp. Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche), niveau 12-13,5 m. Pliocène supérieur. (R 62727, LP, MNHN). **A**, x 40. **B**, x 80.

STRATUM TYPICUM. — Pliocène supérieur.

DERIVATIO NOMINIS. — En hommage à Émile Buge pour ses travaux sur le Néogène de l'Ouest de la France.

DIAGNOSE. — *Rhamphostomella* bilamellaire. La frontale est un trémocyste. Aviculaire péristomien triangulaire de grande taille.

MATERIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 12-13,5 m, Pliocène supérieur.

DESCRIPTION
Zoarium bilamellaire. Dans les parties jeunes du zoarium, les zoécies sont distinctes, alternes ; dans les parties âgées, on ne distingue plus leurs contours, le trémocyste devient très irrégulier. Aperture semicirculaire cachée au fond du péristome qui présente une échancrure et en face un gros aviculaire triangulaire à bec saillant, talon arrondi, latéral par rapport à l'axe du péristome. Ovicelle inconnue.

Lz = 0,50-0,67 ; lz = 0,27-0,30.
L (péristome) = 0,12-0,15 ;
l (péristome) = 0,16-0,20.

REMARQUE
Lagaaij (1952 : 102) a décrit un *Rhamphostomella elgevensis* n.sp. que Bishop & Hayward (1989 : 32) rangent provisoirement dans le genre *Rhamphosmittina* Hayward *et* Thorpe, 1988, en raison de la présence d'une lyrule.
Le genre *Rhamphostomella* est actuellement limité aux zones tempérées froides. Les formes fossiles sont essentiellement limitées au domaine nord-américain (Éocène-Oligocène), au Priabonien d'Italie.
Une révision des espèces de *Rhamphostomella* semble nécessaire car certaines sont probablement à ranger dans *Rhamphosmittina.*

Famille MARGARETTIDAE Harmer, 1957
Genre *Margaretta* Gray, 1843

Margaretta* aff. *cereoides
(Ellis *et* Solander, 1786)
(Fig. 25A, B)

Cellaria cereoides Ellis *et* Solander, 1786 : 26, pl. 5, figs B-E.
Tubucellaria cereoides (Ellis *et* Solander) – Canu & Lecointre 1930 : 91, pl. 8, fig. 10. – Buge 1957 : 284, pl. 10, fig. 1.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 12-13,5 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Éocène : France, Espagne, Italie. Oligocène : Allemagne, Autriche, Pologne, Italie, États-Unis. Miocène inférieur : France (bassin rhodanien), Italie, Égypte. Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Pologne, Roumanie, Libye, Égypte. Miocène supérieur : Russie, Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Italie, Rhodes, Panama. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique occidental (Golfe du Mexique) et nord oriental (îles du Cap Vert, Madère), Méditerranée, mer Rouge, océans Pacifique et Indien. Cette espèce vit dans des eaux chaudes à tempérées chaudes de 10 à 90 m de profondeur.

DESCRIPTION
Trois fragments ont été trouvés dans un seul gisement. Zoarium bilamellaire, aplati. Zoécies en rangées alternes, longues, à frontale couverte de gros trémopores irréguliers. Péristome saillant, tubuleux, cannelé, souvent brisé. Ascopore rarement visible, légèrement saillant. Nos spécimens diffèrent de la *M. cereoides* classique par un zoarium aplati et non circulaire. Il s'agit peut-être d'une espèce nouvelle mais nous avons trop peu de matériel.

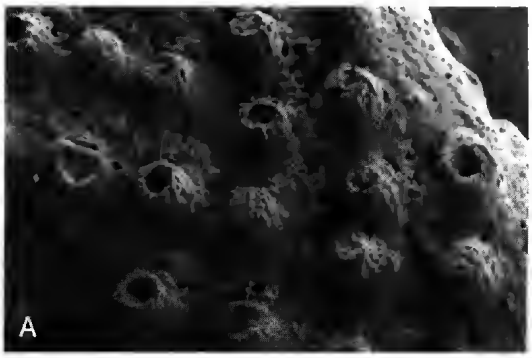


FIG. 25. — *Margaretta* aff. *cereoides* (Ellis *et* Solander, 1786). Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche), niveau 12-13,5 m. Pliocène supérieur. (R 62721 ; LP, MNHN). **A**, x 32. **B**, x 100.

Famille RETEPORIDAE Smitt, 1867
Genre *Reteporella* Busk, 1884
(= *Sertella* Jullien, 1903)

Gordon (1984) considère que *Reteporella* est synonyme de *Sertella,* il a donc priorité. Nous

renvoyons à son travail pour cette discussion générique.

Reteporella septentrionalis (Harmer, 1933)

Sertella septentrionalis Harmer, 1933 : 620.
Retepora cellulosa (Linné) – Busk 1859 : 74, pl. 12, fig. 1. – Canu & Lecointre 1930 : 103, pl. 13, figs 1-2.
Sertella cellulosa (Linné) – Lagaaij *non* 1952 : 113, pl. 12, fig. 2a, b (= *Sertella ? sudbournensis* Gautier, d'après Bishop *et* Hayward, 1989 : 36, figs 148-154).

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 1 à 11 m ; 10-11 m ; 19-20 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur ; 44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 35-39 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin rhodanien), Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Roumanie, Pologne, Libye. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Italie, Angleterre, Rhodes, Tunisie, Espagne. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique nord-oriental (de la Norvège aux Açores), Méditerranée, océan Indien.
Espèce répandue dans les eaux froides de 1 à 450 m de profondeur.

DESCRIPTION
Zoécies disposées en rangées alternes, les limites zoéciales sont parfois bien nettes (zoécies hexagonales). Frontale lisse, peu convexe.
Péristome avec pseudospiramen et petit aviculaire.
En plus il peut y avoir des petits aviculaires frontaux.
Dorsale convexe avec vibices réticulées, les aviculaires sont souvent nombreux, petits et arrondis.
Ovicelle non observée.

Reteporella sp.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lonzon, l'Angle (Manche) : 19-20 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m ; 65-66 m, Pliocène moyen.
Carentan, Saint-Julien 1 (Manche) : 12-13 m, Pliocène inférieur.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 38 m, Pliocène inférieur.
Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville (Manche) : 26-30 m, Pliocène moyen.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

De nombreux spécimens sont beaucoup trop usés pour être déterminables : les caractères zoéciaux sont détruits.
Sous ce terme nous regroupons du matériel appartenant sans doute à plusieurs espèces.

Genre *Schizoretepora* Gregory, 1893

Schizoretepora notopachys (Busk, 1859) (Fig. 26)

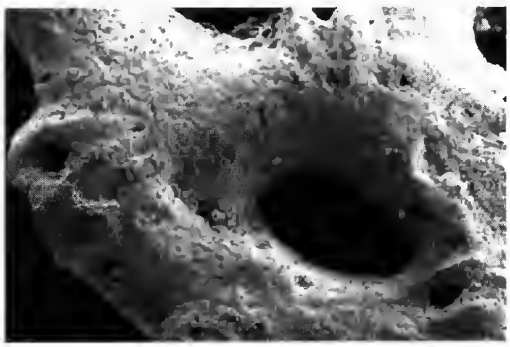


FIG. 26. — *Schizoretepora notopachys* (Busk, 1859). Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 19-20 m. Pliocène supérieur. (R 62729 ; LP, MNHN). Face dorsale avec un grand aviculaire triangulaire. x 32.

Retepora notopachys Busk, 1859 : 76, pl. 12, fig. 4.
Schizoretepora notopachys (Busk) – Lagaaij *non* 1952 : 114, pl. 12, fig. 3 (= *Sertella* sp. B d'après Bishop *et* Hayward, 1989 : 38, figs 155-159) et pl. 13, fig. 1 (= *Sertellid* sp. d'après les mêmes auteurs).

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 39 m ; 47 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Cette espèce est caractéristique du Pliocène, elle a été trouvée en Grande-Bretagne et au Portugal.

DESCRIPTION
Les fenêtres du zoarium sont étroites. Les zoécies

sont disposées en rangées alternes, leurs limites sont peu visibles. La frontale est lisse, peu convexe avec parfois deux pores arrondis dans sa partie proximale. Orifice primaire avec sinus. Péristome peu ou pas développé. Il peut y avoir un aviculaire frontal central, assez proéminent, avec rostre triangulaire arrondi. Ovicelle profondément immergée. La face dorsale du zoarium est épaisse, convexe, elle porte des vibices irréguliers. Il y a fréquemment un grand aviculaire dans l'angle des fenêtres (Lz = 0,35-0,42) dont le rostre n'a pas d'orientation préférentielle ; cet aviculaire est assez enfoncé, son bec est effilé, rétréci. En plus de ce grand aviculaire se rencontrent de petits aviculaires arrondis dont le nombre est très variable.

REMARQUE
Le fort épaississement de la dorsale ne semble pas être un caractère constant.

Famille ADEONIDAE Jullien, 1903
Genre *Reptadeonella* Busk, 1884

Reptadeonella violacea (Johnston, 1847)

Lepralia violacea Johnston, 1847 : 325, pl. 57, fig. 9. – Busk 1859 : 43, pl. 4, fig. 3.
Adeona violacea (Johnsron) – Lagaaij 1952 : 117, pl. 13, fig. 6 ?
Adeona heckeli (Reuss) – Canu & Lecointre 1928 : 55, pl. 7, fig. 15.
Reptadeonella heckeli (Reuss) – Bishop & Hayward 1989 : 40, figs 166-168.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 48-49,5 m ; 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Roumanie, Pologne, États-Unis. Pliocène : France (bassin de la Loire), Belgique, Angleterre, Pays-Bas, Italie, Rhodes, Portugal, États-Unis. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (de la Grande-Bretagne aux îles du Cap Vert, Brésil), Pacifique (Californie), Méditerranée.
Vit dans les eaux chaudes et tempérées chaudes de 30 à 260 m de profondeur.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant.
Zoécies subhexagonales à frontale lisse bordée d'une série de pores aréolaires arrondis pouvant être séparés par des costules. Ascopore central faiblement étiré transversalement. Présence d'un aviculaire frontal, médian, situé entre l'ascopore et l'aperture, triangulaire, dirigé distalement. Aperture semi-circulaire à bord inférieur rectiligne. Péristome saillant surtout distalement. On peut observer, dans les angles inférieurs, de nombreuses zoécies et la présence d'un pore arrondi considéré par certains auteurs comme une kénozoécie.
Lz = 0,45-0,63 (0,56) ; lz = 0,25-0,35 (0,30).
La = 0,07-0,08 ; la = 0,09-0,10.
Lav = 0,12-0,19.

REMARQUE
Nous avons un spécimen dont les dimensions zoéciales sont un peu plus élevées et dont l'aviculaire est très saillant, ce qui donne un aspect particulier au zoarium. Il s'agit peut-être d'une variété.
Malgré les affirmations de Bishop & Hayward (1989) et après un nouvel examen du matériel du bassin de Vienne (Autriche), il ne nous semble pas possible de séparer les espèces *heckeli* de Reuss et *violacea* de Johnston. Nous maintenons la synonymie des deux espèces.

Genre *Schizostomella* Canu *et* Bassler, 1927

Schizostomella sp. Bishop, 1987
(Fig. 27A, B)

Schizostomella sp. Bishop, 1987 : 21, figs 52-56.
v *Eschara socialis* Busk, *non* 1859 : 131, pl. 22, fig. 1.
Schizostomella socialis (Busk) – Lagaaij 1952 : 120, pl. 20, figs 4, 5, 7, 8.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 9,2-10,7 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Pays-Bas.

DESCRIPTION
Zoarium bilamellaire. Zoécies allongées, rétrécies dans leur partie proximale, séparées par un sillon et bordées de gros pores aréolaires.

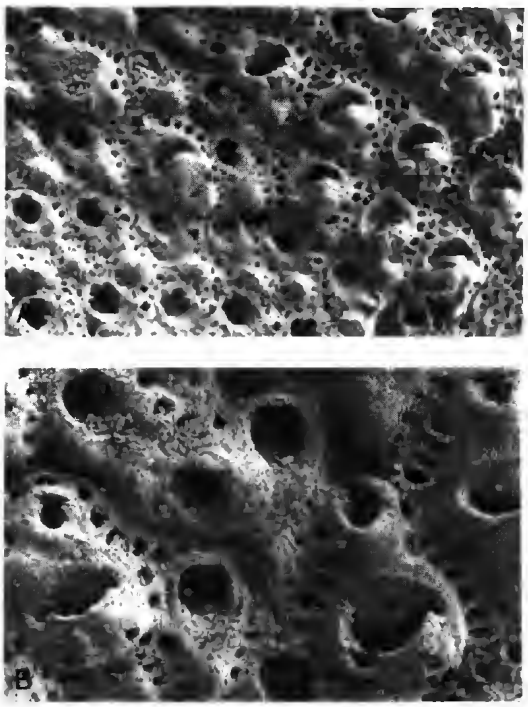


FIG. 27. — *Schizostomella* sp. Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche), niveau 9,2-10,7 m. Pliocène supérieur. (R 62716 ; LP, MNHN). **A**, portion de zoarium avec zoécies normales et génésies, x 40. **B**, x 80.

Aperture avec rimule étroite, nette. Péristome mince, circulaire ou allongé. Ptésence d'un ou de deux aviculaires ftontaux, arrondis. Il y a fréquemment une protubérance ou gibbosité sur la frontale. Les génésies sont grandes, saillantes, avec deux gros pores symétriques ; l'aperture est transverse.

REMARQUE

Les *Schizostomella* sont malaisés à détetminet en raison de leurs très grandes variations zoéciales.
Le matériel désigné comme type de *S. socialis* Busk (D 6872) est très mal conservé et nous suivons l'opinion de Bishop admettant qu'il est difficile de rapporter le matériel de Lagaaij à l'espèce de Busk. Proche de *S. gibbosa* Canu, 1915, les zoécies semblent plus courtes et moins gibbeuses.

Famille METRARABDOTOSIDAE Vigneaux, 1949
Genre *Metrarabdotos* Canu, 1914

Metrarabdotos moniliferum
(Milne Edwards, 1836)

Eschara monilifera Milne Edwards, 1836 : 327, pl. 9, fig. 1. – Busk 1859 : 68, pl. 2, fig. 8 ; pl. 11, figs 1-3.
Trigonopora monilifera (Milne Edwards) – Buge 1957 : 301, pl. 11, figs 5, 6.
Metrarabdotos moniliferum (Milne Edwards) - Bishop 1987 : 21, figs 57, 58.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 8-9 m ; 10-11 m ; 19-20 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m ; 44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 15 m, Pliocène inférieur ; 26 m ; 33 m, Pliocène moyen ; 37 m ; 39 m ; 41 m ; 43 m ; 45 m ; 47 m.
Saint-André-de Bohon, est de Rougeville (Manche) : 18-22 m ; 22-26 m ; 26-30 m, Pliocène moyen.
La Bréchollerie (Manche) : 19-24 m, Pliocène supérieur. Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 9,2-10,7 m, Pliocène supérieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 34,5 m-37 m, Pliocène moyen ; 48-49,5 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

REPARTITION. — Miocène moyen : Autriche. Miocène supérieur : France, Algérie. Pliocène : Portugal, Angleterre, Tunisie, Maroc, Angleterre, Pays-Bas, Belgique. Pléistocène : Italie (Sicile).
Dans sa révision, Cheetham (1968 : 107) a considérablement réduit l'extension de cette espèce.

DESCRIPTION

Nombreux petits fragments soit très usés, soit bien conservés.
Grande variabilité des aviculaires oraux : il y en a deux, généralement de petite taille, le rostre dirigé vers la partie proximale de la zoécie ; dans quelques cas l'un des deux aviculaires devient très grand.
Gonozoïde très rare, sa frontale est finement perforée, non costulée.

Metrarabdotos elegans
Buge *et* Galopim de Carvalho, 1963
(Fig. 28)

Metrarabdotos elegans Buge *et* Galopim de Carvalho, 1963 : 162, text-figs 13, 14 ; pl. 1, figs 3, 4.

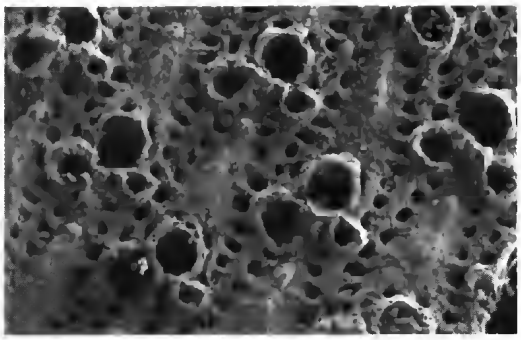


FIG. 28. — *Metrarabdotos elegans* Buge *et* Galopim de Carvalho, 1963. Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville (Manche), niveau 26-30 m. Pliocène moyen. (R 62723 ; LP, MNHN). x 40.

MATÉRIEL. — Raids, village des Gardinières (Manche) : 16-20 m ; 22-28 m, Pléistocène ancien.
Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 10-11 m ; 19-20 m, Pliocène supérieur ; 32-33 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 26 m, Pliocène moyen ; 33 m ; 35 m ; 49 m, Pliocène inférieur.
Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville (Manche) : 7,5-9 m ; 12-15 m, Pliocène inférieur ; 18-22 m ; 22-26 m, Pliocène moyen.
Le Bosq (Manche) : 26-30 m, Pliocène moyen.
Rauville-la-Place, la Brumannerie (Manche) : 7-8 m, Pliocène moyen.

DESCRIPTION
C'est surtout l'orientation des aviculaires oraux qui caractérise cette espèce et permet sa détermination. Les deux aviculaires sont obliques, leurs becs dirigés vers l'orifice ; ils sont souvent inégaux en taille.
Les zoécies pisciformes sont prédominantes.
Absence de gonozoécies sur nos spécimens.

REMARQUE
M. elegans est une espèce uniquement pliocène.

Famille CHEILOPORINIDAE Bassler, 1936
Genre *Tremoschizodina* Duvergier, 1921

Tremoschizodina cauvinensis n.sp.
(Fig. 29A, B)

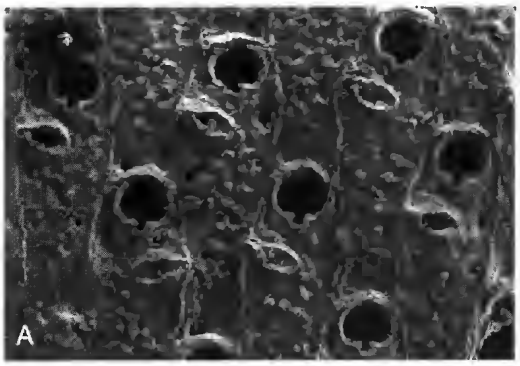
HOLOTYPE. — Le spécimen figuré Fig. 29, R 62718 (LP, MNHN).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom du gisement.

LOCUS TYPICUS. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche).

STRATUM TYPICUM. — Pliocène supérieur.

MATÉRIEL. — Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche) : 10,7-12 m ; 12-13,5 m, Pliocène supérieur.



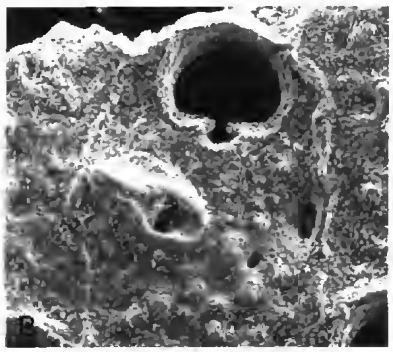


FIG. 29. — *Tremoschizodina cauvinensis* n.sp. Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Manche), niveau 10,7-12 m. Pliocène supérieur. (R 62717 ; LP, MNHN). A, x 52. B, x 120.

DESCRIPTION
Zoarium bilamellaire. Zoécies alternes, pisciformes allongées, séparées par un mince filet saillant ; leur frontale est plane et constituée par un trémocyste granuleux à pores irréguliers. L'orifice primaire est subcirculaire, à bord proximal entaillé par une rimule arrondie, très nette. Le péristome est mince, lisse, peu saillant. De très nombreuses zoécies ont un aviculaire frontal subhorizontal, situé dans la moitié supérieure de la zoécie ; il est triangulaire, le bec dirigé vers l'extérieur. Ovicelles rares, endozoéciales, formant un bourrelet au-dessus de l'aperture.

Lz = 0,65-0,81 (0,73) ; lz = 0,26-0,30 (0,28).
La (sans sinus) = 0,09-0,11 ; la = 0,12-0,14.

REMARQUE
Dans les parties âgées de la colonie, les limites zoéciales s'estompent, mais la forme de l'aperture reste toujours le meilleur caractère de reconnaissance.
Certaines zoécies montrent un pore latéral plus développé.
T. cauvinensis diffère de *T. pisciformis* par la forme de la rimule, le péristome mince et les dimensions plus faibles. Après avoir vu le type de Duvergier, nous pouvons affirmer que le matériel décrit dans la vallée du Rhône n'appartient pas à *T. pisciformis* (Duvergier, 1920). Celui décrit dans l'ouest de la France est également différent et demanderait une révision.

Famille PHYLACTELLIDAE Canu *et* Bassler, 1917
Genre *Phylactella* Hincks, 1879

Phylactella labrosa (Busk, 1854)

Lepralia labrosa Busk, 1854 : 82, pl. 92, figs 1-3.
Alysidota labrosa (Busk) – Busk 1859 : 26, pl. 22, fig. 7.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Italie. Actuel : Atlantique oriental (îles britanniques, Espagne).
Espèce sublittorale, vivant de 14 à 30 m.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Zoécies fortement convexes et séparées par de profonds sillons ; elles sont disposées en rangées linéaires. La frontale est régulièrement ponctuée, une rangée de petits pores aréolaires arrondis a pu être observée. L'aperture est subquadrangulaire avec deux petits condyles. Elle est entourée par un péristome bien développé, évasé, incomplet au sommet de l'orifice. Pas d'ovicelles sur notre matériel.
Lz = 0,50-0,56 ; lz = 0,30-0,44.

REMARQUE
Décrite par Busk dans le Pliocène d'Angleterre, elle n'a été retrouvée ni dans le Pliocène de Belgique ni dans celui des Pays-Bas.

Genre *Perigastrella* Canu *et* Bassler, 1917

Perigastrella labiatula Canu *et* Lecointre, 1930 (Fig. 30)

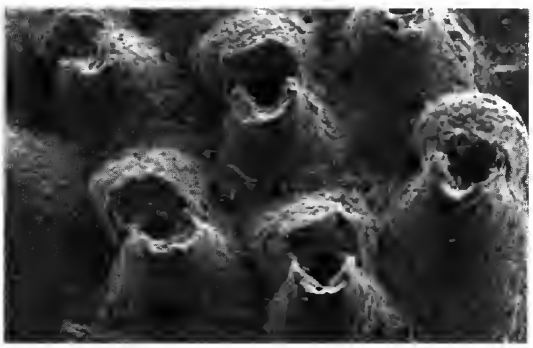


FIG. 30. — *Perigastrella labiatula* Canu *et* Lecointre, 1930. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m, Pliocène inférieur. (R 62730 ; LP, MNHN). x 62.

v *Perigastrella labiatula* Canu *et* Lecointre, 1930 : 108, pl. 21, fig. 6. – Buge 1957 : 316.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France, bassin de la Loire.

DESCRIPTION
Zoarium encroûtant. Les zoécies forment des branches de deux à six séries, elles sont convexes, séparées par un profond sillon. La frontale est finement granuleuse, bordée d'une rangée de très petits pores aréolaires. Péristome saillant, mince, distalement incomplet, formant une lèvre proximale très développée ; il cache l'aperture non visible sur nos spécimens. L'ovicelle est petite, globuleuse, granuleuse, avec une aréa frontale plus ou moins nette, dans certains cas elle s'agrandit et présente un rebord bien développé, plus ou moins rectangulaire.
Lz = 0,40-0,46 (0,43) ; lz = 0,31-0,35 (0,33).
Type : Lz = 0,41-0,45 ; lz = 0,29-0,34.

Perigastrella helvetica Canu *et* Lecointre, 1930

v *Perigastrella eximia* var. *helvetica* Canu *et* Lecointre, 1930 : 108, pl. 21, fig. 5. – Buge 1957 : 316.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène moyen : France (bassin de la Loire).

DESCRIPTION
Petit zoarium encroûtant. Zoécies distinctes, allongées, séparées par un profond sillon. La frontale est convexe, finement granuleuse. La partie distale de la zoécie est amincie. Le péristome forme un manchon autour de l'aperture, il a une échancrure médiane. L'ovicelle est petite, globuleuse, avec une petite aréa dont le bord est en relief.

REMARQUE
Le seul spécimen répertorié est tout à fait identique à l'holotype. Les dimensions sont un peu inférieures à *P. labiatula*, le péristome est différent chez les deux espèces.

Famille indet.
Genre *Goodonia* Bishop *et* Hayward, 1989

Goodonia cookae Bishop *et* Hayward, 1989

v *Goodonia cookae* Bishop *et* Hayward, 1989 : 44, figs 186-188 et 245-247.
« *Eschara* » *porosa* (Milne Edwards) – Lagaaij 1952 : 126, pl. 14, fig. 7.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Pays-Bas.

DESCRIPTION
Zoarium libre, bilamellaire. Zoécies alternées, rectangulaires, séparées par un sillon peu profond. La frontale est recouverte par un trémocyste à gros pores irréguliers.
Le péristome épaissi forme une « plate-forme ».

REMARQUE
Nous avons un unique petit fragment ne comprenant que quelques zoécies. La comparaison avec le paratype ne permet cependant aucun doute quant à sa détermination.

Famille CELLEPORARIIDAE Harmer, 1957
Genre *Celleporaria* Lamouroux, 1821

Celleporaria palmata (Michelin, 1847)

Cellepora palmata Michelin, 1847 : 325, pl. 78, fig. 1a-b.
Holoporella palmata (Michelin) – Canu & Lecointre 1930 : 111, pl. 23, figs 1-11. – Lagaaij 1952 : 142, pl. 16, figs 1, 2.
Celleporaria ? palmata (Michelin) – Bishop & Hayward 1989 : 50, figs 209-211.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m, Pliocène supérieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassins aquitain et rhodanien), Portugal. Miocène moyen : France (bassin de la Loire), Autriche, Italie. Miocène supérieur : Belgique, Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Angleterre, Belgique, Pays-Bas, Espagne, Italie, Algérie.

DESCRIPTION
Fragments de zoaria avec zoécies accumulées sans ordre, distinctes, à frontale lisse. Grand orifice semi-circulaire, la lamelle tridenticulée est rarement conservée. Péristome bien développé, formant un manchon autour de l'aperture et se développant face à l'aperture en un rostre aviculairien. Aviculaires interzoéciaux rares, petits, spatulés.

Famille CELLEPORINIDAE Busk, 1852
Genre *Turbicellepora* Ryland, 1963

Turbicellepora coronopus (Wood, 1844)
(Fig. 31A, B)

v *Cellepora coronopus* Wood, 1844 : 18 – Busk 1859 : 57, pl. 9, figs 1-3.
Osthimosia coronopus (Wood) – Lagaaij 1952 : 137, pl. 15, fig. 8.

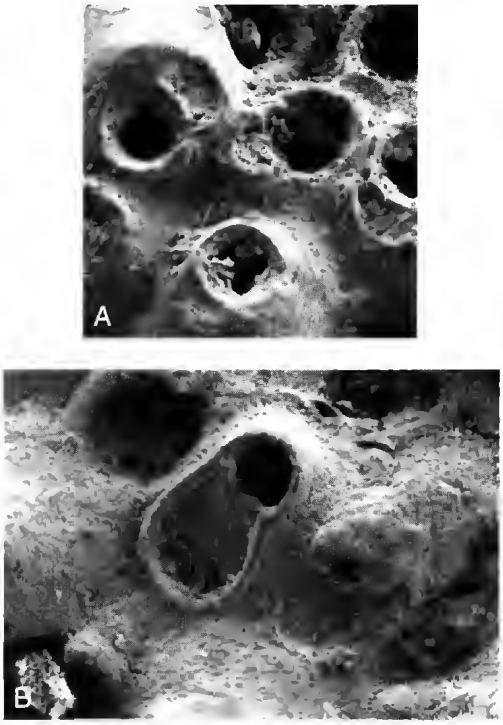


FIG. 31. — *Turbicellepora coronopus* (Wood, 1844). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 49,5-52 m. Pliocène inférieur. (R 62733 ; LP, MNHN). **A**, x 80. **B**, aviculaire interzoécial, x 100.

Turbicellepora coronopus (Wood) – Hayward 1978 : 575, figs 2E-F, 4L-M, 5F-G, 13.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur.
Saint-Georges de Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 39 m, Pliocène inférieur.
Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 49,5-52 m ; 52-54,5 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène inférieur : France (bassin du Rhône). Miocène moyen : Autriche, Pologne, Roumanie, Italie, Tchécoslovaquie. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète, Belgique. Pliocène : Angleterre, Belgique, Pays-Bas, Espagne, Portugal, Italie, Tunisie, Algérie. Pléistocène : Italie, Rhodes. Actuel : Atlantique oriental (de la Grande-Bretagne au Maroc), Méditerranée.
Vit dans les eaux tempérées ; large répartition bathymétrique (de 5 à 200 m).

Nos spécimens sont des petites formes encroûtantes. Ils correspondent tout à fait à la description donnée par Hayward. Un spécimen est ovicellé. Les aviculaires interzoéciaux sont fréquents, spatulés, la mandibule souvent dirigée vers le bas.

Genre *Omalosecosa* Canu *et* Bassler, 1925

? ***Omalosecosa ramulosa*** (Linné, 1767)

v *Cellepora ramulosa* Linné, 1767 : 1285 – Busk 1859 : 58, pl. 9, fig. 2.
Omalosecosa ramulosa (Linné) – Lagaaij *pars* 1952 : 146 (*non* pl. 16, figs 4, 5 = *Buskea* sp. d'après Bishop *et* Hayward, 1989 : 52).

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m ; 25-26 m, Pliocène supérieur.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 45 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Miocène supérieur : Belgique, Maroc. Pliocène : Angleterre, France (bassin de la Loire), Espagne, Italie, Rhodes. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (de la Norvège à la Gambie), Méditerranée.
De 50 à 300 m, elle vit plutôt dans les eaux profondes tempérées à tempérées froides.

DESCRIPTION
Zoarium libre, vinculariiforme. Zoécies allongées, ovales, distinctes, peu renflées, séparées par un sillon, alternes. Frontale lisse, rostre avicularien brisé. Pas d'ovicelles. Quelques fragments montrent la trace de petits aviculaires frontaux.

REMARQUE
Usés, nos spécimens sont difficiles à déterminer. Certains pouraient être attribués au genre *Buskea*.

Famille MYRIAPORIDAE Gray, 1841
Genre *Myriapora* de Blainville, 1830

Myriapora truncata (Pallas, 1766)

Millepora truncata, 1766 : 249.
Myriapora truncata (Pallas) – Lagaaij 1952 : 150, pl. 16, fig. 7. – Bishop & Hayward 1989 : 54, figs 226-227.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) :

44-45 m, Pliocène moyen.
Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Manche) : 45 m, Pliocène inférieur.

RÉPARTITION. — Oligocène : Allemagne. Miocène inférieur : France (bassin rhodanien). Miocène moyen : Autriche, Hongrie, Tchécoslovaquie. Miocène supérieur : Algérie, Maroc, Crète. Pliocène : Pays-Bas, Espagne. Pléistocène : Italie. Actuel : Atlantique (Maroc), Méditerranée
Abondante entre -30 et -60 m, on la trouve également dans les grottes superficielles (-1 m) et jusqu'à -130 m.

Cette espèce, très rare, est aisément reconnaissable par son zoarium libre, aux limites zoéciales indistinctes avec une aperture subcirculaire.

Famille CATENICELLIDAE Busk, 1852
Genre *Catenicella* de Blainville, 1830

Catenicella elegans Busk, 1852
(Fig. 32A, B)

FIG. 32. — *Catenicella elegans* Busk, 1852. Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 14,5-17 m. Pliocène supérieur. **A**, (R 62696 ; LP, MNHN). Deux zoécies superposées, la zoécie inférieure est ovicellée, x 120. **B**, (R 62697 ; LP, MNHN), vue frontale d'une zoécie isolée, x 120.

Catenicella elegans Busk, 1852b : 361 – Gordon 1984 : 67, pl. 22, A et B.
Vittaticella elegans (Busk) – Cadée 1973 : 4, fig. 1a-c. – Wass & Banta 1981 : 376, figs 15, 16, 66-68.
? *Vittaticella elegans zangheri* Neviani – Cadée 1982 : 136, pl. 2, fig. 2a-b.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 14,5-17 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Pliocène : Angleterre, Belgique. Pléistocène : Taïwan. Actuel : Pacifique (Australie, Nouvelle-Zélande, Japon), Atlantique (Caraïbes, Brésil).

DESCRIPTION
Zoarium érigé, flexible, de type catenicelliforme. Zoécies isolées, unisériées ou bisériées. Frontale lisse avec une paire de vittae latérales longues, étroites et poreuses. Il y a une autre paire de pores de chaque côté de l'aperture. Présence d'un aviculaire proéminent situé latéralement près de l'aperture. Orifice avec bord proximal concave. Grosse ovicelle, avec une fenêtre frontale et quelques pores disséminés, latéraux.

REMARQUE
Nous avons pu observer des ovicelles, elles sont identiques à celle figurée par Wass & Banta (1981, fig. 68).
Cadée (1982 : 136) décrit dans le Pliocène d'Angleterre un *Vittaticella elegans zangheri* Neviani, 1928. Il s'agit peut-être de l'*elegans*, la sous-espèce étant basée essentiellement sur les variations micrométriques.

Genre *Cornuticella* Canu *et* Bassler, 1927

? ***Cornuticella cornuta*** (Busk, 1852)
(Fig. 33)

Catenicella cornuta Busk, 1852b : 361 ; 1852a : 11, pl. 10, figs 1-3.
Cornuticella cornuta (Busk) – Wass & Yoo 1975 : 287, pl. 1, figs 11, 12.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 14,5-17 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Actuel : Pacifique (Nouvelle-Zélande, Australie).

DESCRIPTION
Zoarium catenicelliforme. Zoécies isolées, unisériées, bisériées aux bifurcations. La frontale des

FIG. 33. — *Cornuticella cornuta* (Busk, 1852). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 14,5-17 m. Pliocène supérieur. (R 62698 ; LP, MNHN). Vue latérale d'une zoécie, x 120.

zoécies est lisse, avec deux vittae latérales, longitudinales, poreuses. Orifice avec condyles et bord inférieur concave.
Il y a un pore arrondi de chaque côté de l'aperture, latéralement.
Généralement présence d'un petit aviculaire latéral-distal d'un seul côté tandis que du côté opposé se développe une épine bien développée.
Nous n'avons pas observé d'ovicelles sur notre matériel.

REMARQUE
Première citation de cette espèce à l'état fossile.

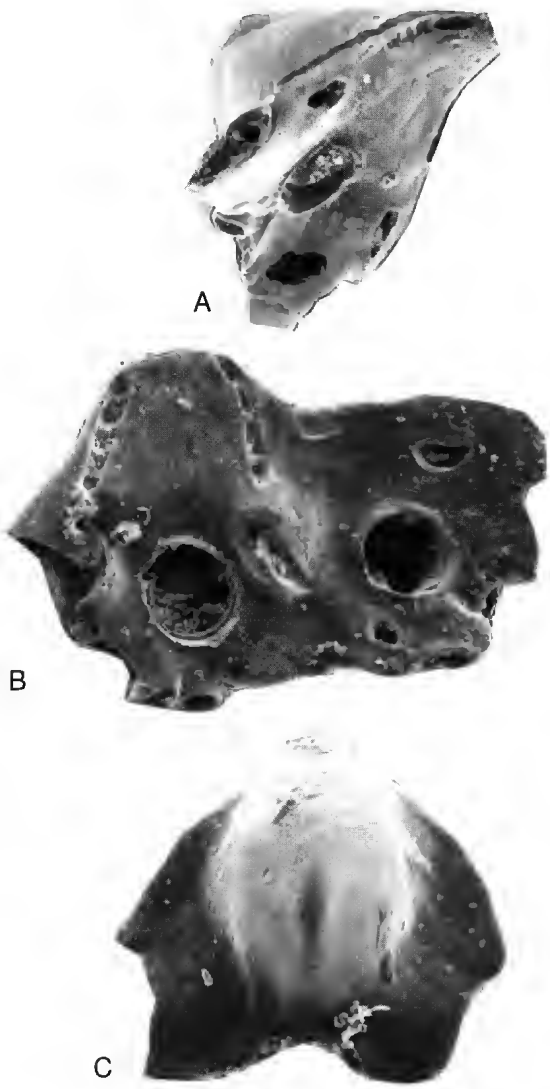


FIG. 34. — *Scalicella umbonata* (Busk, 1852). Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche), niveau 14,5-17 m. Pliocène supérieur. **A**, (R 62699 ; LP, MNHN). Vue dorsale d'une zoécie montrant la forte proéminence dorsale. **B**, (R 62700 ; LP, MNHN). Vue frontale de deux zoécies. **C**, (R 62701 ; LP, MNHN). Vue de profil d'une zoécie. A-C, x 120.

Genre *Scalicella* Harmer, 1957

Scalicella umbonata (Busk, 1852) (Fig. 34A-C)

Catenicella umbonata Busk, 1852b : 362 ; 1852a : 11, pl. 10, figs 4, 5.
Scalicella umbonata (Busk) – Wass & Yoo, 1975 : 293, pl. 3, figs 5, 6.

MATÉRIEL. — Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe (Manche) : 14,5-17 m, Pliocène supérieur.

RÉPARTITION. — Actuel : Pacifique (Australie).

DESCRIPTION
Zoarium de type catenicelliforme. Les segments stériles sont unizoéciaux, bizoéciaux aux bifurcations. La frontale est lisse ou légèrement striée avec deux vittae latérales poreuses. Orifice avec deux petites cardelles dans le tiers inférieur et un bord inférieur concave. La dorsale des zoécies est

proéminente, formant une sorte d'arête saillante, ce qui donne à la zoécie un profil triangulaire très caractéristique.
Présence de deux aviculaires latéraux formant des expansions, sortes d'ailes bien développées.
L'ovicelle ressemble à celle des *Catenicella*, elle a une fenêtre frontale et deux groupes de pores latéraux.

REMARQUE
Il ne semble pas que le genre *Scalicella* ait jamais été décrit à l'état fossile.

Ascophora incertae sedis
(Fig. 35A, B)

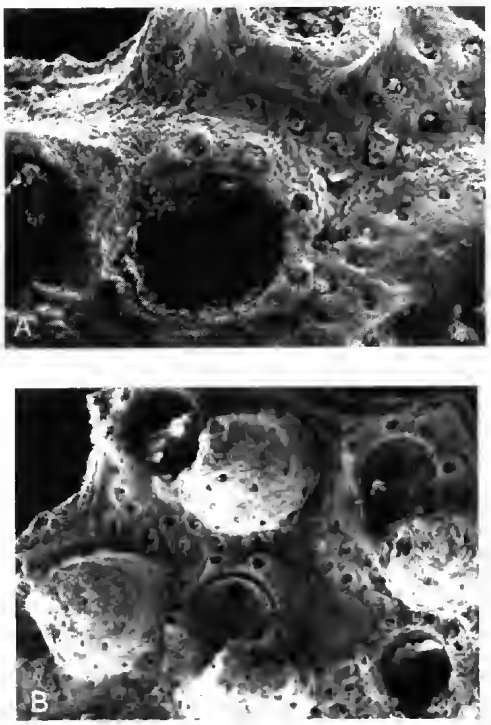


FIG. 35. — *Ascophora* incertae sedis. Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche), niveau 19-20 m. Pliocène supérieur. (R 62725 ; LP, MNHN). **A**, aperture avec bord inférieur concave. Trace de quatre épines, x 80. **B**, umbo frontal très développé, x 48.

MATÉRIEL. — Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Manche) : 19-20 m, Pliocène supérieur.

DESCRIPTION
Zoarium unilamellaire, détaché de son support.
Zoécies peu distinctes.
Trémocyste.
Fort umbo avicularien avec pores identiques à ceux de la frontale. Cet umbo occupe la quasi-totalité de la frontale, ce qui donne un aspect très hérissé au zoarium. Aviculaire tourné du côté de l'aperture. Umbo souvent brisé.
Aperture de grande taille, rétrécie dans sa partie proximale par des condyles.
Péristome mince avec quatre grosses épines.
La = 0,28-0,30 ; la = 0,26-0,28.

ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE DES GISEMENTS

Onze gisements localisés dans les bassins de Carentan et de Saint-Sauveur-le-Vicomte ont donc fourni des bryozoaires. Le tableau 1 donne la liste des espèces et leur présence ou absence dans les gisements. Après l'étude systématique générale, nous allons, pour chaque gisement, donner quelques indications sur la signification de la faune.

BASSIN DE CARENTAN
Gisement n° 4
(T 32) Raids, village des Gardinières. Deux prélèvements : 16-20 m et 22-28 m.
La seule espèce rencontrée, *Metrarabdotos elegans*, est uniquement pliocène. Déjà trouvée dans le Pliocène atlantique (Portugal) et méditerranéen (Espagne), c'est sa première citation dans le domaine nordique.
Ce gisement est daté du Pléistocène ancien par les foraminifères (Le Calvez 1987) et les bivalves (Lauriat-Rage 1986).

Gisement n° 9
(S 17) Remilly-sur-Lozon, l'Angle (Tableau 2). Trente et une espèces ont été déterminées dans dix prélèvements de 1 à 90 m : les niveaux les plus riches étant 10-11 m et 19-20 m avec quatorze et vingt-deux espèces.
À la base, il n'y a que trois espèces, dont *Melicerita charlesworthii* caractéristique du Pliocène. Ce niveau est daté du sommet du

Pliocène inférieur par les rares foraminifères. Les trois prélèvements suivants (32-33 m, 44-45 m et 65-66 m) renferment quinze espèces. Espèces caractéristiques du Pliocène : *Cellaria crassa*, *C. sinuosa*, *Melicerita charlesworthii*, *Shizoretepora notopachys*, *Goodonia cookae*. Pour Le Calvez, ces niveaux correspondent à du Pliocène moyen.

Les échantillons prélevés entre 1 et 26 m ont vingt-huit espèces. Outre les espèces précitées, on trouve *Steginoporella brevis punctata*, espèce endémique du Miocène moyen de l'Ouest de la France et *Escharoides coccinea* inconnue jusqu'alors dans le Pliocène nordique. Sur les vingt-huit espèces, seize sont communes avec le Gedgravien ou le Scaldisien d'Angleterre et des Pays-Bas. Un âge base du Pliocène supérieur est attribué à ces niveaux par Le Calvez.

Il existe peu de formes encroûtantes dans ce gisement, les supports étant rares. Ceci est corroboré par l'absence de bivalves (Lauriat-Rage 1986). Dans ce gisement nous avons cependant trouvé sur un fragment de bivalve une espèce et un genre dont c'est la première citation fossile : il s'agit de *Crepis longipes*, découverte dans le Pliocène supérieur.

Gisement n° 14

(S 7) Carentan, Saint-Julien 1.

Trois espèces caractérisent ce gisement où deux prélèvements ont fourni du matériel. Ce sont des formes érigées trouvées dans des faluns dépourvus de foraminifères, de bivalves ou de sclérariniaires.

Reteporella sp. ne permet aucune précision ; c'est un ensemble de formes trop usées pour être déterminées spécifiquement.

Cellaria sinuosa est caractéristique du Pliocène nordique.

Âge : Pliocène inférieur d'après Le Calvez (1986).

TABLEAU 1. — Liste des bryozoaires dans les différents gisements du Pliocène de Normandie. Les espèces sont classées selon l'ordre systématique. Les numéros correspondent aux noms des gisements. **4**, Raids, village des Gardinières. **9**, Remilly-sur-Lozon, l'Angle. **14**, Carentan, Saint-Julien 1. **17**, Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2. **21**, Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville. **22**, Saint-André-de-Bohon, le Bosq. **24**, Saint-André-de-Bohon, l'Ange 2. **26**, Saint-André-de-Bohon, la Bréchollerie. **27**, Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2. **28**, Rauville-la-Place, la Brumannerie 1. **30**, Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe. La forme zoariale (Fz) est indiquée avant le nom de l'espèce : **Ad**, adéoniforme ou eschariforme ; **Ca**, catenicelliforme ; **Cl**, cellariiforme ; **Cp**, celleporiforme ; **Me**, membraniporiforme ; **P**, perforant ; **Rt**, reteporiforme ; **Vi**, vinculariiforme.

		4	9	14	17	21	22	24	26	27	28	30
	Cyclostomata											
Cl	*Crisia denticulata*		*					*				*
Me	*Tubulipora* sp. A											*
Me	*Tubulipora* sp.											*
Vi	*Exidmonea atlantica*		*									*
Vi	*Pleuronea fenestrata*				*							
Me	*Diplosolen obelium*											*
Vi	*Ybselosoecia typica*										*	*
Vi	*Tervia irregularis*		*									
Me	*Annectocyma major*											*
Vi	*Entalophoroecia subverticellata*		*		*							
Vi	*Hornera frondiculata*		*	*	*	*	*	*			*	
Vi	*Hornera reteporacea*		*		*							*
Vi	*Hornera* sp. A		*		*						*	
Me	*Lichenopora* sp.		*		*							*
	Ctenostomata											
P	*Spathipora sertum*											*
	Cheilostomata Anasca											
Me	*Electra monostachys*											*
Me	*Callopora lineata*											*
Me	*Callopora dumerilii*											*
Ad	*Tremopora radicifera*		*									
Me	*Micropora parvicella*											*
Me	*Crepis longipes*		*									

		4	9	14	17	21	22	24	26	27	28	30
Me	*Steraechmella minor*											*
Me	*Calpensia gracilis*											*
Me	*Steginoporella brevis punctata*		*									*
Cl	*Cellaria crassa*		*		*						*	*
Cl	*Cellaria fistulosa*		*									*
Cl	*Cellaria sinuosa*		*	*	*						*	*
Cl	*Melicerita charlesworthii*		*		*					*	*	*
Cl	*Scrupocellaria* sp.											*
	Cheilostomata Ascophora											
Me	*Cribilina gathensis* n.sp.											*
Me	*Puellina* aff. *innominata*											*
Me	*Hippothoa distans*									*		
Me	*Haplopoma graniferum*				*							*
Ad	*Umbonula megastoma*											*
Ad	*Hippopleurifera sedgwicki*		*		*	*						
Me	*Schizoporella patula*											*
Ad	*Arthropoma* aff. *cecilii*											*
Me	*Herentia (H.) hyndmanni*											*
Me	*Schizomavella auriculata*									*		
Me	*Hippoporina pertusa*									*		
Me	*Buffonellana divergens*											*
Me	*Buffonellodes incisa*		*									*
Ad	*Hippadenella deshayesi*		*									
Me	*Escharoides coccinea*		*									*
Me	« *Escharoides* » *infundibulata*											*
Me	*Microporella ciliata*											*
Me	*Calloporina parcivella*				*							*
Me	*Escharella octodentata*											*
Me	*Escharella immersa*										*	*
Me	*Escharella* aff. *reussiana*				*							
Me	*Escharella variolosa*											*
Me	*Escharella ventricosa parva*											*
Me	*Smittina cervicornis*		*									
Me	*Smittoidea reticulata*											*
Me	*Smittoidea* aff. *gibbera*											*
Me	*Smittoidea* sp.											*
Ad	*Rhamphostomella bugei* n.sp.									*		
Cl	*Margaretta* aff. *cereoides*									*		
Rt	*Reteporella septentrionalis*		*		*							
Rt	*Reteporella* sp.		*	*	*	*						*
Rt	*Schizoretepora notopachys*		*		*							
Me	*Reptadeonella violacea*											*
Ad	*Schizostomella* sp.									*		
Ad	*Metrarabdotos moniliferum*		*		*	*			*	*		*
Ad	*Metrarabdotos elegans*	*	*		*	*	*				*	
Ad	*Tremoschizodina cauvinensis* n.sp.									*		
Me	*Phylactella labrosa*											*
Me	*Perigastrella labiatula*											*
Me	*Perigastrella helvetica*											*
Ad	*Goodonia cookae*		*									
Cp	*Celleporaria palmata*		*									*
Cp	*Turbicellepora coronopus*		*		*							*
Vi	*Ornalosecosa ramulosa*		*		*							
Vi	*Myriapora truncata*		*		*							
Ca	*Catenicella elegans*											*
Ca	*Cornuticella cornuta*											*
Ca	*Scalicella umbonata*											*
Me	*Ascophora* incertae sedis		*									
	Nombre d'espèces par gisement	**1**	**31**	**3**	**21**	**5**	**2**	**2**	**1**	**9**	**8**	**53**

TABLEAU 2. — Répartition des bryozoaires dans les prélèvements de Remilly-sur-Lozon, l'Angle.

	Gisement n° 9 Remilly-sur-Lozon l'Angle	Pliocène supérieur						Pliocène moy.			Plio. inf.
		1 - 11 m	8 - 9 m	10 - 11 m	12 - 13 m	19 - 20 m	25 - 26 m	32 - 33 m	44 - 45 m	65 - 66 m	89 - 90 m
	Cyclostomata										
Cl	*Crisia denticulata*										*
Vi	*Exidmonea atlantica*			*	*	*				*	
Vi	*Tervia irregularis*						*				
Vi	*Entalophoroecia subverticellata*			*		*	*	*			
Vi	*Hornera frondiculata*						*	*	*		*
Vi	*Hornera reteporacea*			*		*					
Vi	*Hornera* sp. A			*	*			*			
Me	*Lichenopora* sp.			*		*			*		
	Cheilostomata										
Ad	*Tremopora radicifera*			*	*	*	*				
Me	*Crepis longipes*					*					
Me	*Steginoporella brevis punctata*						*				
Cl	*Cellaria crassa*		*	*	*	*			*		
Cl	*Cellaria fistulosa*		*			*		*	*		
Cl	*Cellaria sinuosa*		*	*	*	*		*	*	*	
Cl	*Melicerita charlesworthii*		*	*		*		*	*		*
Ad	*Hippopleurifera sedgwicki*	*		*		*				*	
Me	*Buffonellodes incisa*					*					
Ad	*Hippadenella deshayesi*					*	*				
Me	*Escharoides coccinea*			*							
Me	*Smittina cervicornis*	*					*				
Rt	*Reteporella septentrionalis*	*		*		*	*				
Rt	*Reteporella* sp.					*		*	*	*	
Rt	*Schizoretepora notopachys*			*		*			*		
Ad	*Metrarabdotos moniliferum*		*	*		*	*	*	*		
Ad	*Metrarabdotos elegans*			*		*		*			
Ad	*Goodonia cookae*					*					
Cp	*Celleporaria palmata*					*					
Cp	*Turbicellepora coronopus*					*	*				
Vi	*Omalosecosa ramulosa*					*	*				
Vi	*Myriapora truncata*								*		
Me	*Ascophora* incertae sedis					*					

Gisement n° 17

(S 6) Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2 (Tableau 3).

Dans ce forage profond de 49 m, douze prélèvements ont fourni des bryozoaires. Il y a relativement peu d'espèces (21), seules quatre sont des formes encroûtantes alors que les bivalves sont nombreux (Lauriat-Rage 1986) ; il n'y a donc pas corrélation entre bryozoaires et bivalves.

Le nombre d'espèces est relativement peu élevé dans chaque prélèvement : un seul niveau a livré dix espèces, quatre ont trois espèces, deux ont quatre espèces et deux ont une seule espèce.

Une espèce prédomine et se trouve dans dix niveaux sur douze, il s'agit de *Metrarabdotos moniliferum*.

Dans les niveaux 33 à 49 datés du Pliocène inférieur, on note la présence des espèces caractéristiques du Pliocène nordique : *Cellaria crassa*, *C. sinuosa*, *Melicerita charlesworthii* et *Schizoretepora notopachys*. Ces espèces ne subsistent pas dans les deux niveaux supérieurs attribués au Pliocène moyen.

On peut noter la présence de *Calloporina parvicella* limitée jusqu'alors au Miocène moyen des faluns de l'Ouest de la France.

TABLEAU 3. — Répartition des bryozoaires dans les prélèvements de Saint-Georges-de-Bohon, réserve de chasse de l'Ermitage 2.

	Gisement n° 17 Saint-Georges-de-Bohon réserve de chasse de l'Ermitage 2	Plio. moy.		Pliocène inférieur									
		15 m	26 m	33 m	35 m	37 m	38 m	39 m	41 m	43 m	45 m	47 m	49 m
	Cyclostomata												
Vi	*Pleuronea fenestrata*		*										
Vi	*Entalophoroecia subverticellata*				*			*		*		*	*
Vi	*Hornera frondiculata*		*				*	*					*
Vi	*Hornera reteporacea*		*										
Vi	*Hornera* sp. A		*										
Me	*Lichenopora* sp.							*					
	Cheilostomata												
Cl	*Cellaria crassa*							*		*			
Cl	*Cellaria sinuosa*												*
Cl	*Melicerita charlesworthii*						*						
Me	*Haplopoma graniferum*			*		*		*			*		
Ad	*Hippopleurifera sedgwicki*							*					
Me	*Calloporina parcivella*				*								
Me	*Escharella* aff. *reussiana*				*								
Rt	*Reteporella septentrionalis*				*			*					
Rt	*Reteporella* sp.						*						
Rt	*Schizoretepora notopachys*							*				*	
Ad	*Metrarabdotos moniliferum*	*	*	*		*		*	*	*	*	*	
Ad	*Metrarabdotos elegans*		*	*	*								*
Cp	*Turbicellepora coronopus*							*					
Vi	*Omalosecosa ramulosa*										*		
Vi	*Myriapora truncata*										*		

Gisement n° 21

(T 73) Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville (Tableau 4).

Ce gisement comprend cinq espèces réparties dans cinq niveaux. Toutes sont des formes libres et aucune n'est caractéristique du Pliocène nordique. Les deux niveaux supérieurs renferment chacun une seule et même espèce, *Metrarabdotos elegans*, connue dans le Pliocène du Portugal et d'Espagne. Dans ces mêmes niveaux, les foraminifères sont quasiment absents, il n'y a pas de sclératiniaires et les bivalves sont assez rares.

Dans les trois niveaux inférieurs (de 18 à 30 m) la diversification est un peu plus grande, on retrouve *M. elegans* accompagné de *M. moniliferum*. Foraminifères et bivalves accordent un âge pliocène moyen à ces niveaux.

Gisement n° 22

(T 71) Saint-André-de-Bohon, le Bosq.

Seules deux espèces érigées (*Hornera frondiculata* et *Metrarabdotos elegans*) accompagnent bivalves et sclératiniaires dans un seul prélèvement (26-30 m).

Ce gisement est paléontologiquement très pauvre. Les auteurs lui attribuent un âge pliocène moyen.

TABLEAU 4. —Répartition des bryozoaires dans les prélèvements de Saint-André-de-Bohon, est de Rougeville.

	Gisement n° 21 Saint-André-de-Bohon est de Rougeville	Plio. sup.		Plio. moyen		
		7,5-9 m	12-15 m	18-22 m	22-26 m	26-30 m
	Cyclostomata					
Vi	*Hornera frondiculata*				*	
	Cheilostomata					
Ad	*Hippopleurifera sedgwicki*				*	
Rt	*Reteporella* sp.					*
Ad	*Metrarabdotos moniliferum*			*	*	*
Ad	*Metrarabdotos elegans*	*	*	*	*	

Gisement n° 24
(T 72) Saint-André-de-Bohon, l'Ange 2.
Dans le niveau 12-18 m, nous avons deux espèces érigées de cyclostomes, espèces non caractéristiques.
Il n'y a pas d'autre macrofaune dans ce gisement attribué au Pliocène moyen par Le Calvez (1987).

Gisement n° 26
(T 58) Saint-André-de-Bohon, la Bréchollerie.
Une seule espèce érigée *Metrarabdotos moniliferum* dans le niveau 19-24 m. Bien que ce gisement soit riche en débris coquilliers, aucune forme encroûtante n'a été découverte.
Foraminifères et bivalves permettent de le dater du Pliocène supérieur.

BASSIN DE SAINT-SAUVEUR-LE-VICOMTE
Gisement n° 27
(S 48) Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2 (Tableau 5).
Neuf espèces se répartissent dans quatre niveaux. Il y a deux espèces caractéristiques du Pliocène nordique : *Melicerita charlesworthii* et *Schizostomella* sp.
Sur les neuf espèces, trois seulement sont des formes encroûtantes. Ceci peut s'expliquer car dans les prélèvements où les bryozoaires ont été trouvés, il y a surtout des huîtres et des chlamys peu favorables à la fixation des larves.
Dans le prélèvement le plus profond (12-13,5 m), sur trois espèces décrites, toutes de type érigé, deux sont nouvelles.
La présence de *Hippoporina pertusa* est en faveur d'un âge pliocène supérieur, elle a été trouvée dans le Scaldisien de Belgique, le Pliocène supérieur de Grande-Bretagne et d'Italie mais jamais dans le Miocène.

Gisement n° 28
(S 50) Rauville-la-Place, la Brumannerie 1.
Un niveau (7-8 m) a livré huit espèces qui sont toutes des formes érigées. Un autre niveau (9,2-10,7 m) a une seule espèce : *Escharella immersa*.
Espèces caractéristiques du Pliocène nordique : *Cellaria crassa*, *C. sinuosa*, *Melicerita charlesworthii*, *Escharella immersa*.
Âge : Pliocène moyen.

Gisement n° 30
(F 25) Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe. (Tableau 6).
Dans ce sondage profond de plus de 60 m, cinq niveaux ont fourni cinquante-trois espèces de bryozoaires.
Les trois niveaux inférieurs (48-49,5 m ; 49,5-52 m et 52-54,5 m) sont les plus riches ; l'intermédiaire a quarante et une espèces dont trente et une encroûtent des bivalves ou des térébratules. Plusieurs espèces, présentes dans le Miocène moyen de l'Ouest de la France, mais non signalées dans le Pliocène supérieur nordique, sont en faveur d'un âge pliocène inférieur. Il s'agit d'*Hornera reteporacea*, *Spathipora sertum*, *Steginoporella brevis punctata*, *Calloporina parvicella*, *Escharella ventricosa parva* et *Smittoidea gibbera*. Ces niveaux sont très riches en microfaune, ce qui permet de leur donner un âge pliocène inférieur. Le prélèvement 34,5-37 m n'a que quatre espèces dont deux sont caractéristiques du Pliocène : *Cellaria sinuosa* et *Melicerita charlesworthii*. Ce niveau est daté du Pliocène moyen par Le Calvez (1987).
Enfin le prélèvement 14,5-17 m a livré six espèces toutes érigées. Le matériel est fragile, de petite taille, et associé aux foraminifères. Trois espèces sont de type catenicelliforme, sous forme de cellules isolées, deux d'entre elles n'avaient jamais été trouvées à l'état fossile. Ce dernier prélèvement est d'âge pliocène supérieur.

TABLEAU 5. — Répartition des bryozoaires dans les prélèvements de Rauville-la-Place, hameau Cauvin 2.

	Gisement n° 27 Rauville-la-Place hameau Cauvin 2	Pliocène sup.			
		8,1 - 8,5 m	8,1 - 8,5 m	8,1 - 8,5 m	8,1 - 8,5 m
	Cheilostomata				
Cl	*Melicerita charlesworthii*	*			
Me	*Hippothoa distans*		*		
Me	*Schizomavella auriculata*			*	
Me	*Hippoporina pertusa*		*	*	
Ad	*Rhamphostomella bugei*				*
Cl	*Margaretta* aff. *cereoides*				*
Ad	*Schizostomella* sp.		*		
Ad	*Metrarabdotos moniliferum*		*		
Ad	*Tremoschizodina cauvinensis*			*	*

TABLEAU 6. — Répartition des bryozoaires dans les prélèvements de Saint-Sauveur-le-Vicomte, la Gathe.

Gisement n° 30 Saint-Sauveur-le-Vicomte la Gathe		Plio. s.	Plio. m.	Pliocène		
		14,5 - 17 m	34,5 - 37 m	48 - 49,5 m	49,5 - 52 m	52 - 54,5 m
	Cyclostomata					
Cl	*Crisia denticula*	*				
Me	*Tubulipora* sp. A				*	
Me	*Tubulipora* sp.				*	
Vi	*Exidmonea atlantica*	*				
Me	*Diplosolen obelium*				*	*
Vi	*Ybselosoécia typica*		*			
Me	*Annectocyma major*			*	*	*
Vi	*Homera reteporacea*				*	
Me	*Lichenopora* sp.			*	*	*
	Ctenostomata					
P	*Spathipora sertum*				*	*
	Cheilostomata					
Me	*Electra monostachys*				*	*
Me	*Callopora lineata*				*	*
Me	*Callopora dumerilii*				*	
Me	*Micropora parcivella*				*	
Me	*Steraechmella minor*				*	
Me	*Calpensia gracilis*				*	*
Me	*Steginoporella brevis punctata*			*	*	*
Cl	*Cellaria crassa*					*
Cl	*Cellaria fistulosa*			*	*	*
Cl	*Cellaria sinuosa*		*	*	*	*
Cl	*Melicerita charlesworthii*		*		*	*
Cl	*Scrupocellaria* sp.	*				
Me	*Cribilina gathensis*				*	*
Me	*Puellina* aff. *innominata*				*	*
Me	*Haplopoma graniferum*				*	*

		Plio. s.	Plio. m.	Pliocène		
		14,5 - 17 m	34,5 - 37 m	48 - 49,5 m	49,5 - 52 m	52 - 54,5 m
Ad	*Umbonula megastoma*			*		
Me	*Schizoporella patula*				*	*
Ad	*Arthropoma* aff. *cecilii*				*	
Me	*Herentia (H.) hyndmanni*				*	
Me	*Buffonellaria divergens*				*	*
Me	*Buffonellodes incisa*				*	
Me	*Escharoides coccinea*					*
Me	« *Escharoides* » *infundibulata*				*	
Me	*Microporella ciliata*				*	*
Me	*Calloporina parvicella*				*	
Me	*Escharella octodentata*				*	
Me	*Escharella immersa*				*	*
Me	*Escharella variolosa*				*	
Me	*Escharella ventricosa parva*				*	
Me	*Smittoidea reticulata*				*	
Me	*Smittoidea* cf. *gibbera*				*	*
Me	*Smittoidea* sp.					*
Rt	*Reteporella* sp.			*		*
Me	*Reptadeonella violacea*			*	*	*
Ad	*Metrarabdotos monilifer-um*		*	*	*	*
					*	*
Me	*Phylactella labrosa*				*	*
Me	*Perigastrella labiatula*				*	
Me	*Perigastrella helvetica*				*	
Cp	*Celleporaria palmata*				*	*
Cp	*Turbicellepora coronopus*	*				
Ca	*Catenicella elegans*	*				
Ca	*Comuticella cornuta*	*				

SIGNIFICATIONS STRATIGRAPHIQUE, PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE ET PALÉOÉCOLOGIQUE DES GISEMENTS D'APRÈS LES BRYOZOAIRES

Le tableau 7 donne la répartition stratigraphique des taxons déterminés spécifiquement, y compris *Schizoporella* sp. trouvé ailleurs et à qui il serait bon d'attribuer un nom.

On constate que certaines espèces du Pliocène de Grande-Bretagne, de Belgique ou des Pays-Bas sont, pour la première fois, citées dans le Pliocène de l'Ouest de la France. Il s'agit de *Crisia denticulata*, *Tervia irregularis*, *Annectocyma major*, *Electra monostachys*, *Callopora dumerilii*, *Steraechmella minor*, *Cellaria fistulosa*, *Haplopoma graniferum*, *Umbonula megastoma*, *Hippoporina pertusa*, *Buffonellaria divergens*, « *Escharoides* » *infundibulata*, *Microporella ciliata*, *Escharella immersa*, *E.* aff. *reussiana*, *E. variolosa*, *Phylactella labrosa*, *Goodonia cookae*, *Myriapora truncata* et *Catenicella elegans*. C'est donc là un apport nouveau et important.

Un autre groupe d'espèces est constitué de celles introduites dans le Pliocène nordique alors qu'elles existaient déjà dans le Pliocène atlantique (Portugal) ou méditerranéen. Il s'agit de *Diplosolen obelium*, *Callopora lineata*, *Tremopora radicifera*, *Arthropoma* aff. *cecilii*, *Herentia (H.) hyndmanni*, *Buffonellodes incisa*,

Escharoides coccinea, *Smittoidea reticulata*, *Margaretta* aff. *cereoides*, *Metrarabdotos elegans*.
Enfin il est intéressant de constater que des espèces du Miocène moyen des faluns de l'Ouest de la France se rencontrent désormais dans le Pliocène inférieur de Normandie mais non dans le domaine nordique. Ce sont *Spathipora sertum*, *Calloporina parvicella*, *Escharella ventricosa parva*, *Smittoidea* aff. *gibbera*, *Perigastrella labiatula*, *P. helvetica*.
Le tableau 8 donne la répartition des espèces dans le Pliocène des différents gisements étudiés ici. Sur le même tableau, nous avons signalé les espèces présentes dans trois groupes de gisements pliocènes nordiques :
– ceux de l'Ouest de la France autres que ceux traités ici. Il s'agit des études faites par Buge (1957) ; Buge *in* Ters *et al.* (1970, gisements de Palluau) ; Buge *in* Bassompierre *et al.* (1972, gisement de Fécamp) ; Buge *in* Brebion *et al.* (1975, gisement de Choisel) ; Buge *in* Pareyn *et al.* (1983, gisement de Cricqueville-en-Bessin) ;
– ceux de Grande-Bretagne d'une part et de Belgique et des Pays-Bas d'autre part, d'après les travaux de Busk (1859), Lagaaij (1952, 1953) et les révisions partielles mais récentes de Bishop (1987) et Bishop & Hayward (1989).
On constate qu'il y a quarante-six espèces dans le Pliocène inférieur, vingt et une dans le Pliocène moyen et quarante et une dans le Pliocène supérieur. Le Pliocène supérieur de Normandie est donc moins riche que l'équivalent (Gedgravien et Scaldisien) des pays nordiques, mais beaucoup plus riche que le gisement voisin de Cricqueville où il n'y avait que douze espèces, dont sept communes avec nos gisements. On peut considérer les espèces suivantes comme caractéristiques du Pliocène supérieur : *Goodonia cookae*, *Cornuticella cornuta*, *Scalicella umbonata*, *Tremoschizodina cauvinensis* et *Rhamphostomella bugei*.

TABLEAU 7. — Répartition stratigraphique des bryozoaires du Pliocène de Basse-Normandie. Les espèces en nomenclature ouverte et les espèces nouvelles ont été exclues. Pour des raisons de commodité, nous avons divisé le Pliocène seulement en Plio. inférieur et Plio. supérieur car, dans la plupart des travaux, ce sont les seules subdivisions reconnues.

	Éoc. Olig.	Mio. inf.	Mio. moy.	Mio. sup.	Plio. inf.	Plio. sup.	Pleist.	Act.
Cyclostomata								
Crisia denticulata								
Exidmonea atlantica								
Pleuronea fenestrata								
Diplosolen obelium								
Ybselosoecia typica								
Tervia irregularis								
Annectocyma major								
Entalophoroecia subverticellata								
Hornera frondiculata								
Hornera reteporacea								
Ctenostomata								
Spathipora sertum								
Cheilostomata Anasca								
Electra monostachys								
Callopora lineata								
Callopora dumerilii								
Tremopora radicifera								
Micropora parcivella								
Crepis longipes								
Steraechmella minor								
Calpensia gracilis								
Steginoporella brevis punctata								
Cellaria crassa								
Cellaria fistulosa								

	Éoc. Olig.	Mio. inf.	Mio. moy.	Mio. sup.	Plio. inf.	Plio. sup.	Pleist.	Act.
Celleria sinuosa								
Melicerita charlesworthii								
Cheilostomata Ascophora								
Puellina aff. *innominata*								
Hippothoa distans								
Haplopoma graniferum								
Umbonula megastoma								
Hippopleurifera sedgwicki								
Schizoporella patula								
Arthropoma aff. *cecilii*								
Herentia (H.) hyndmanni								
Schizomavella auriculata								
Hippoporina pertusa								
Buffonellaria divergens								
Buffonellodes incisa								
Hippadenella deshayesi								
Escharoides coccinea								
« *Escharoides* » *infundibulata*								
Microporella ciliata								
Calloporina parvicella								
Escharella octodentata								
Escharella immersa								
Escharella aff. *reussiana*								
Escharella variolosa								
Escharella ventricosa parva								
Smittina cervicornis								
Smittoidea reticulata								
Smittoidea aff. *gibbera*								
Margaretta aff. *cereoides*								
Reteporella septentrionalis								
Schizoretepora notopachys								
Reptadeonella violacea								
Schizostomella sp.								
Metrarabdotos moniliferum								
Metrarabdotos elegans								
Phylactella labrosa								
Perigastrella labiatula								
Perigastrella helvetica								
Goodonia cookae								
Celleporaria palmata								
Turbicellepora coronopus								
Omalosecosa ramulosa								
Myriapora truncata								
Catenicella elegans								
Cornuticella cornuta								
Scalicella umbonata								

Aucune espèce n'est caractéristique du Pliocène moyen. Seule *Cribrilina gathensis* est caractéristique du Pliocène inférieur.

Ainsi, comme cela a souvent été constaté, les bryozoaires ne sont pas de très bons indicateurs stratigraphiques. C'est dans le domaine de la paléobiogéographie et de la paléoécologie qu'ils sont les plus intéressants.

Les espèces encore vivantes sont au nombre de trente-huit, elles sont dans leur quasi-totalité à vaste répartition géographique, seule *Escharella immersa* est limitée à l'Atlantique nord aussi bien oriental qu'occidental et *Phylactella labrosa* ne se rencontre qu'en Atlantique nord-oriental (des côtes de Grande-Bretagne à l'Espagne).

Il n'y a pas réellement de différence nette entre

les faunes du Pliocène inférieur et celles du Pliocène supérieur : 59 % d'espèces nordiques dans le Pliocène inférieur et 54 % dans le Pliocène supérieur. Le Cotentin reste un domaine où se mêlent les influences méridionale et nordique. Il faut noter que nous n'avons trouvé aucun bryozoaire de type lunulitiforme alors que ceux-ci sont fréquents dans le Pliocène supérieur de Grande-Bretagne, de Belgique et des Pays-Bas. Ils existent également dans le Redonien de Vendée (Ters *et al.* 1970) et de Fécamp (Bassompierre *et al.* 1972) ; ceci est lié à la nature du substrat, les sables vaseux fins sur lesquels vivent ces formes ne sont pas fréquents. Les formes érigées sont aussi bien représentées que les formes encroûtantes.

La profondeur du milieu devait varier de 20 à 60 m, aucune espèce n'est vraiment superficielle, si certaines peuvent vivre à des profondeurs supérieures à 200 m, elles ont aussi été trouvées à des profondeurs moindres, c'est le cas de *Exidmonea atlantica*, *Annectocyma major*, *Herentia* (*H.*) *hyndmanni*, *Reteporella septentrionalis*.

La présence de *Crepis longipes*, connue actuellement uniquement dans le bathyal supérieur (de 360 à 2000 m), est à signaler, sans que l'on puisse en tirer aucune conclusion pour l'instant.

Une seule espèce supporte des eaux faiblement dessalées : *Electra monostachys*.

Quant aux variations climatiques au cours du Pliocène, elles sont difficiles à évaluer. Les taxons d'affinité tropicale ou subtropicale sont présents tout au long du Pliocène : c'est le cas des *Metrarabdotos*. *Tremopora radicifera* est présent uniquement dans le Pliocène supérieur, il n'y a par contre plus qu'une seule *Steginoporella* alors qu'elles sont nombreuses dans le Miocène moyen des faluns.

TABLEAU 8. — Répartition stratigraphique des espèces dans le Pliocène de Basse-Normandie (dans chaque groupe, les taxons ont été classés par ordre alphabétique des genres). La présence dans le Pliocène des autres gisements de l'Ouest de la France (Fr), de Grande-Bretagne (GB), de Belgique et des Pays-Bas (B/PB) a été ajoutée.

	Pliocène	Fr	GB	B/PB
Annectocyma major	inf.		*	*
Arthropoma aff. *cecilii*	inf.			
Buffonellaria divergens	inf.		*	*
Callopora dumerilii	inf.		*	*
Callopora lineata	inf.			
Calloporina parvicella	inf.			
Calpensia gracilis	inf.			
Cribilina gathensis	inf.			
Diplosolen obelium	inf.			
Electra monostachys	inf.		*	
Escharella octodentata	inf.			
Escharella aff. *reussiana*	inf.		*	*
Escharella variolosa	inf.		*	*
Escharella ventricosa parva	inf.			
« *Escharoides* » *infundibulata*	inf.		*	*
Haplopoma graniferum	inf.		*	*
Herentia hyndmanni	inf.			
Micropora parvicella	inf.			
Microporella ciliata	inf.		*	*
Perigastrella helvetica	inf.			
Perigastrella labiatula	inf.			
Phylactella labrosa	inf.		*	
Puellina innominata	inf.		?	?
Reptadeonella violacea	inf.	*	*	*
Schizoporella patula	inf.			*
Smittoidea aff. *gibbera*	inf.			
Smittoidea reticulata	inf.			
Smittoidea sp.	inf.			
Spathipora sertum	inf.			

	Pliocène			Fr	GB	B/PB
Steraechmella minor	inf.				*	*
Tubulipora sp.	inf.				*	*
Tubulipora sp. A	inf.					
Umbonula megastoma	inf.				*	*
Escharella immersa	inf.	moy.			*	
Myriapora truncata	inf.	moy.				*
Cellaria crassa	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Cellaria fistulosa	inf.	moy.	sup.			*
Cellaria sinuosa	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Crisia denticulata	inf.	moy.	sup.		*	*
Entalophoroecia subverticellata	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Hippopleurifera sedgwicki	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Hornera frondiculata	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Hornera reteporacea	inf.	moy.	sup.	*	*	
Lichenopora sp.	inf.	moy.	sup.			
Melicerita charlesworthil	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Metrarabdotos elegans	inf.	moy.	sup.			
Metrarabdotos moniliferum	inf.	moy.	sup.	*	*	*
Reteporella cellulosa	inf.	moy.	sup.	*	*	
Reteporella sp.	inf.	moy.	sup.			
Schizoretepora notopachys	inf.	moy.	sup.	*	*	
Buffonellodes incisa	inf.		sup.			
Celleporaria palmata	inf.		sup.	*	*	*
Escharoides coccinea	inf.		sup.			
Omalosecosa ramulosa	inf.		sup.	*	*	
Steginoporella brevis punctata	inf.		sup.	*		
Turbicellepora coronopus	inf.		sup.	*	*	*
Pleuronea fenestrata		moy.		*	*	
Ybselosoecia typica		moy.		*		*
Exidmonea atlantica		moy.	sup.	*		
Hornera sp. A		moy.	sup.			
Ascophora incertae sedis			sup.			
Catenicella elegans			sup.		*	*
Cornuticella cornuta			sup.			
Crepis longipes			sup.			
Goodonia cookae			sup.		*	*
Hippadenella deshayesi			sup.			
Hippoporina pertusa			sup.		*	*
Hippothoa distans			sup.			
Margaretta aff. *cereoides*			sup.			
Rhamphostomella bugei			sup.			
Scalicella umbonata			sup.			
Schizomavella auriculata			sup.	*	*	*
Schizostomella sp.			sup.	*	*	*
Scrupocelleria sp.			sup.			
Smittina cervicornis			sup.			*
Tervia irregularis			sup.			*
Tremopora radicifera			sup.			
Tremoschizodina cauvinensis			sup.			

En se fondant sur les espèces encore actuelles, on constate la présence de plusieurs espèces d'eaux tempérées à tempérées froides, c'est le cas par exemple de *Escharella octodentata*, *E. immersa*, *Reteporella septentrionalis*, *Omalosecosa ramulosa*, *Microporella ciliata* et *Schizoporella patula*.

Les gisements étudiés sont des thanatocénoses ; les bryozoaires comme les bivalves attestent d'un milieu marin franc (salinité normale). Leur profondeur correspond à l'étage circalittoral.

CONCLUSION

L'étude des bryozoaires de Normandie en provenance de onze gisements (soit quarante-cinq niveaux) est un apport intéressant permettant une comparaison à la fois avec les autres gisements du golfe Ligérien et avec ceux du domaine plus nordique. C'est la faune la plus riche jamais découverte dans le Pliocène de Normandie.

Remerciements
Je tiens à remercier P. J. Hayward et P. Taylor pour la lecture critique du manuscrit. J'exprime toute ma gratitude à A. Lauriat-Rage pour m'avoir confié ce matériel dont l'étude avait été ébauchée par E. Buge. Y. Gayrard (Laboratoire de Paléontologie, MNHM, Paris) et P. Taylor (British Museum) ont eu l'obligeance de me prêter du matériel. A. Armand (UMR 5565, CNRS) a réalisé les tableaux, M. T. Boillon la mise en forme du texte et N. Podevigne les tirages photographiques.

RÉFÉRENCES

Abildgaard P. D. 1806. — *in* Müller (ed.), *Zoologica Danica seu animalium daniae et norvegiae* : 1-46.

Alvarez J. A. 1989. — El género *Cellaria* Ellis & Solander (Bryozoa : Cheilostomida) en las costas norteñas de Españas. *Cahiers de Biologie marine*, Roscoff 30 : 287-305.

Audouin V. 1828. — Explication sommaire des planches de polypes de l'Égypte et de la Syrie publiées par Jules-César Savigny, membre de l'Institut ; offrant un exposé : des caractères naturels des gentes avec la distinction des espèces : 40-78, *in Description de l'Égypte*, 2° édition, Volume 23. Panckoucke, Paris.

Bassler R. S. 1953. — *in* Moore R. C., *Treatise on Invertebrate Palaeontology*. Part G: 1-253. Edition of the Geological Society of America, New York.

Bassompierre P., Brebion Ph., Buge E., Lautiat A., Le Calvez Y. & Martin P. 1972. — Le gisement redonien de Fécamp (Seine-Maritime). *Bulletin du Bureau de Recherches géologiques et minières*, série 2, 1 : 29-48.

Bishop J. D. D. 1986. — The identity of *Cribrilaria innominata* (Couch, 1844) (Bryozoa, Cheilostomata). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology 50 (2): 93-102.

— 1987. — *Type and figured material from "The Pliocene Bryozoa of the Low Countries" (Lagaaij, 1952) in the collection of the Royal Belgian Institute of Natural Sciences*. Document de travail n° 37, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 36 p.

— 1994. — The genera *Cribrilina* and *Collarina* (Bryozoa, Cheilostomatida) in the British Isles and North Sea Basin. *Zoologica Scripta* 23 (3): 225-249.

Bishop J. D. D. & Hayward P. J. 1989. — SEM Atlas of type and figured material from Robert Lagaaij's "The Pliocene Bryozoa of the Low Countries" (1952). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 43 (2): 1-64.

Bishop J. D. D. & Household B. C. 1987. — *Puellina* (Bryozoa; Cheilostomata; Cribrilinidae) from British and adjacent waters. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology 53 (1): 1-63.

Brebion Ph., Buge E., Chevalier J.-P., Lauriat A., Margerel J.-P., Pajaud D. & Roman J. 1975. — Le gisement redonien de Choisel près de Châteaubriant (Loire-atlantique). *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, série C 7 (2) : 55-71.

Brown D. A. 1952. — The Tertiary Cheilostomatous Polyzoa of New Zealand. *British Museum (Natural History)* : 1-405.

Buge E. 1957. — Les bryozoaires du Néogène de l'Ouest de la France et leur signification stratigraphique et paléobiologique. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, N. S. C 6 : 1-435.

Buge E. & Galopim de Carvalho A. M. 1963. — Révision du genre *Metrarabdotos* Canu, 1914 (Bryozoa, Cheilostomata). *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, (2), C 11: 137-196.

Busk G. 1852a. — Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum. Part I. – Cheilostomata (part.). *Catalogue of the British Museum (Natural History)*, London: I-VIII + 1-54 + I-VII, pl. 1-68.

— 1852b. — An account of the Polyzoa and Sertularian Zoophytes collected in the voyage of the Rattlesnake on the coasts of Australia and the Louisiade Archipelago: 343-402, *in* Mac Gillivray (ed.) *Narrative of the voyage of « R... »*, Volume 1, appendix 4, London.

— 1854. — Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum. Part II. Cheilostomata (part.). *Catalogue of the British Museum (Natural History)*, London: I-VIII +55-120, pl. 69-124.

— 1859. — A monograph of the fossil Polyzoa of the Crag. *Palaeontographical Society*, London 14: 13 + 136 p.

Cadée G. C. 1973. — *Vittaticella elegans* (Busk), a bryozoan hitherto unknown from the North Sea basin. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, Rotterdam 10 (1): 3-8.

— 1982. — Notes on Bryozoa, 2. *Membraniporella*

gigas n.sp., and some other additions to the British Coralline Crag Bryozoan fauna. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, Leiden 19 (4): 127-140.

Canu F. 1912. — Étude comparée des Bryozoaires helvétiens de l'Égypte avec les Bryozoaires vivants de la Méditerranée et de la Mer Rouge. *Mémoires de l'Institut égyptien*, Le Caire 6 (3) : 186-236.

Canu F. & Bassler R. S. 1930. — Bryozoaires marins de Tunisie. *Annales de la Station Océanographique de Salammbô*, Tunis 5 : 1-91.

Canu F. & Lecointre G. 1925. — Bryozoaires Cheilostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N. S. 3 (2) : 1-18.

— 1927. — Bryozoaires Cheilostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N. S. 4 (3): 19-50.

— 1928. — Bryozoaires Cheilostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N. S. 3 (4): 51-82.

— 1930. — Bryozoaires Cheilostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mémoires de la Société Géologique de France* 1 (6): 83-130.

— 1933. — Bryozoaires Cyclostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N. S. 2 (8): 131-178.

— 1934. — Bryozoaires Cyclostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N. S. 4 (9): 179-212.

Chaix C. 1989. — Les Sclératiniaires du Pliocène de Normandie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 11 (1) : 3-13.

Cheetham A. H. 1968. — Morphology and systematics of the bryozoan genus *Metrarabdotos*. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 153 (1) : 1-121.

Couch R. Q. 1844. — A Cornish Fauna. 3. The Zoophytes and calcareous corallines. *The Royal Institution of Cornwall*, Truro: 1-164.

David L., Mongereau N. & Pouyet S. 1972. — Bryozoaires du Néogène du bassin du Rhône. Gisements burdigaliens de Mus (Gard). *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 52 : 1-118.

David L. & Pouyet S. 1978. — Le genre *Herentia* Gray, 1848 (Bryozoa, Cheilostomata). Systématique et phylogenèse, biostratigraphie et biogéographie. « Livre Jubilaire Jacques Flandrin », *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, H.S. 4 : 167-193.

Ellis F. & Solander D. 1786. — *The natural history of many curious and uncommon zoophytes*. London: i-XII, 1-208.

Esper E. J. C. 1797. — *Fortsetzungen der Pflanzenthiere in Abbildungen nach der Natur mit Farben erleuchtet nebst Beschreibungen*. Nüremberg : 1-230.

Fischer P. 1866. — Étude sur les bryozoaires perforants de la famille des Terebriporidae. *Nouvelles Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* II : 293-313.

Fleming J. 1828. — *A history of British animals*. Edinburgh, 565 p.

Galopim de Carvalho A. M. 1971. — Briozoários do Terciario português (Cheilostomata do Neogénico da Orla Ocidental). *Centro de Estudos de Geologia da Faculdade de Ciências de Lisboa*: 1-176.

Gautier Y. V. 1962. — Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Méditerranée occidentale. *Recueil des Travaux de la Station marine d'Endoume*, Marseille 24 (38) : 1-434.

Gordon D. P. 1984. — The marine fauna of New Zealand : Bryozoa : Gymnolaemata from the Kermadec Ridge. *New Zealand Oceanographic Institute Memoir* 91: 1-198.

— 1989. — The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata (Cheilostomida Ascophorina) from the Western South Island Continental Shelf and Slope. *New Zealand Oceanographic Institute Memoir* 97 : 1-158.

Harmelin J. G. 1970. — Les *Cribrilaria* (Bryozoaires Chilostomes) de Méditerranée ; systématique et écologie. *Cahiers de Biologie marine*, Roscoff 11 : 77-98.

— 1976. — Le sous-ordre des Tubuliporina (Bryozoaires Cyclostomes) en Méditerranée. *Mémoires de l'Institut océanographique de Monaco* 10 : 1-326.

Harmelin J. G. & D'hondt J. L. 1992. — Bryozoaires des parages de Gibraltar (campagne océanographique BALGIM, 1984). 1 – Cheilostomes. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 14 (1) : 23-67.

Harmer S. F. 1933. — The genera of Reteporidae. *Proceedings of the zoological Society of London*: 615-627.

Hassall A. H. 1841. — Catalogue of Irish Zoophytes. *The Annals and Magazine of Natural History*, London 6 (1): 166-175.

Hastings A. B. 1979. — The genus *Hippothoa* Lamouroux [Polyzoa (Bryozoa) Cheilostomata]. *Journal of Natural History*, London 13: 535-560.

Hayward P. J. 1978. — Systematic and morphological studies on some European species of *Turbicellepora* (Bryozoa, Cheilostomata). *Journal of Natural History*, London 12 : 551-590.

— 1985. — Ctenostome Bryozoans. Synopses of the British Fauna, No. 33, *The Linnean society of London*: 1-169.

Hayward P. J. & Ryland J. S. 1979. — British Ascophoran Bryozoans. Synopses of the British Fauna. No. 14, *The Linnean Society of London*: 1-312.

— 1995. — The British species of *Schizoporella* (Bryozoa : Cheilostomatida). *Journal of Zoology*, London 237: 37-47.

Hayward P. J. & Thorpe J. P. 1995. — Some British species of *Schizomavella*. *Journal of Zoology*, London

235: 661-676.
Hincks T. 1880. — *A History of the British marine Polyzoa*, Volume 1, 141 + 601 p., 42 figs. ; Volume 2, atlas, 83 pl. Van Voorst. London.
— 1881. — Contributions towards a general history of the marine Polyzoa. 6 – Polyzoa from Bass's Straits. 7 – Foreign *Membraniporina* (third series). 8 – Foreign Cheilostomata (Miscellaneous). *The Annals and Magazine of Natural History*, London 8 (5): 1-14.
Johnston G. 1838. — *A History of the British Zoophytes*, 1st edition. J. Strak, Edinburgh, 341 p.
— 1847. — *A History of the British Zoophytes*, 2nd edition. Van Voorst, London, 488 p.
Jullien J. 1882. — Dragages du Travailleur – Bryozoaires : espèces draguées dans l'océan Atlantique en 1881. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 7 : 497-529.
Lagaaij R. 1952. — The Pliocene Bryozoa of the Low Countries and their bearing on the marine stratigraphy of the North Sea region. *Mededelingen van de Geologische Stichting*, Maastricht, C 5 (5): 1-233.
— 1953. — *Bryozoa in Pliocene and Lower Pleistocene in a boring near Oosterhout*. Burck éditeur, 35 p.
Lamarck J. B. P. A. de 1816. — *Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres*, 1e édition : 1-568. Paris.
Lamouroux J. 1821. — *Exposition méthodique des genres de l'ordre des polypiers*. Agasse éditeur, Paris : 1-115.
Lauriat-Rage A. 1986. — Les Bivalves du Pliocène de Normandie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* de Paris, série 4, C 8 (1) : 3-51.
Le Calvez Y. 1987. — Les Foraminifères du Pliocène de Normandie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 9 (2) : 123-150.
Linné C. 1758 — *Systema naturae*, 10e édition. Holmiae, Stockholm 1 : 1-824.
— 1767. — *Systema naturae*, 12e édition. Holmiae, Stockholm, 1 pars 2 : 533-1327.
MacGillivray J. 1842. — Catalogue of the marine zoophytes of the neighbourhood of Aberdeen. *The Annals and Magazine of Natural History*, London 60: 462-469.
— 1869. — Descriptions of some new genera and species of Australian Polyzoa. *Transactions of the Royal Society of Victoria* 9: 126-148.
Manzoni A. 1878. — Briozoi fossili del Miocene d'Austria ed Ungheria. III. parte : Crisidea, Idmoneidea, Entalophoridea, Tubuliporidea, Diastoporidea, Cerioporidea. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, (Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe)*, Wien 38 (2) : 1-24.
Meneghini G. 1845. — Polipi della famiglia dei Tubuliporiani finora osservati nell' Adriatico. *Nuovi Annali di Scienze naturalia*, Bologne 3 (2): 1-24.
Michelin H. 1841-1848. — *Iconographie zoophytologique*. Bertrand, Paris : 1-348.
Milne Edwards H. 1836. — Observations sur les polypiers fossiles du genre *Eschare*. *Annales des Sciences naturelles*, Zoologie (2) 6 : 321-345.
— 1838. — Mémoires sur les Crisies, les Hornères et plusieurs autres Polypes vivants ou fossiles dont l'organisation est analogue à celle des Tubulipores. *Annales des Sciences naturelles*, Paris, (2) 9 : 193-238.
Mongereau N. 1969. — Le genre *Idmonea* Lamouroux, 1821 (Bryozoa Cyclostomata) dans le Tertiaire d'Europe. *Geobios* 2 : 205-264.
— 1972. — Le genre *Hornera* Lamouroux, 1821 (Bryozoa Cyclostomata) en Europe. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 76: 311-373.
Munster G. 1826. — *in* Goldfuss A. (ed.), *Petrefacta Germaniae. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angrenzenden Länder*. Arnz et Comp, Düsseldorf : 1-252.
Pallas P. C. 1766 — *Elenchus zoophytorum, sistens generum adumbrationes generaliores et specierum Cognitarum succintas descriptiones, cum selectis auctorum synonymis*. Van Cleef, La Haye: 1-451.
Pareyn C., Brebion P., Buge E., Carriol R.-P., Lauriat-Rage A., Le Calvez Y. & Roman J. 1983. — Le gisement pliocène de Cricqueville-en-Bessin (Calvados). Étude géologique et paléontologique. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 5 (4) : 367-405.
Pohowsky R. A. 1978. — The boring Ctenostomate Bryozoa : taxonomy and paoleobiology based on cavities in calcareous substrata. *Bulletins of American Paleontology* 73 (301): 1-192.
Pouyet S. & David L. 1979. — Révision systématique du genre *Steginoporella* Smitt, 1873 (Bryozoa Cheilostomata). *Geobios*, Lyon 12 (6) : 763-817.
Reuss A. E. 1848. — Die fossilen Polyparien des Wiener Tertiärbeckens. *Naturwissenschaftlichen Abhandlungen von Haidinger*, Wien 2: 1-109.
— 1874. — Die fossilen Bryozoen des österreichischungarischen Miocäns. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, (Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe)*, Wien 33 (1): 141-190.
Ryland J. S. 1968. — On marine Polyzoa. III *Schizoporella ansata* auct. *Journal of Natural History*, London 2: 535-546.
— 1969. — A nomenclature index to "A History of the British marine Polyzoa" by T. Hincks (1880). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology 17 (6): 207-260.
Savigny J. 1826. — *Description de l'Égypte, Histoire naturelle* – Planches, tome II. Panckoucke, Paris.
Smitt F. A. 1873. — Floridan bryozoa collected by Count F. L. de Pourtales. II. *Kungliga. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Stockholm 11 (4): 1-83.
Ters M., Brebion Ph., Buge E., Chevalier J.-P., Lauriat A. & Margerel J.-P. 1970. — Le Redonien de la région de Palluau (Vendée). *Bulletin du Bureau de Recherches géologiques et minières*, série 2,

2 : 1-26.
Wass R. E. & Yoo J. J. 1975. — 21. Bryozoa from site 282 West of Tasmania. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling* Project, Washington 29 : 809-831.
Wass R. E. & Banta W. C. 1981. — Catenicellid Cheilostome Bryozoa. II Introduction to ovicell complexes. *Australian Journal of Zoology*, Melbourne 29: 365-400.
Wood S. V. 1844. — Descriptive catalogue of the Zoophytes from the Crag. *The Annals and Magazine of Natural History*, London, series 1, 13: 10-21.

Manuscrit soumis pour publication le 15 novembre 1995 ; accepté le 6 mai 1996.

Morphologie et variations du toit crânien du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) (Sarcopterygii), du Dévonien supérieur du Québec

Richard CLOUTIER
URA 1365 du CNRS, université des Sciences et Technologies de Lille, Sciences de la Terre, F-59655 Villeneuve d'Ascq (France)

RÉSUMÉ
L'étude d'une centaine de crânes du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) a permis de mettre en évidence des patrons de variations intraspécifiques. Ces variations s'organisent selon les catégories suivantes : (1) changements de proportions, (2) concurrence spatiale (mineure et majeure), (3) plasticité dans le patron des lignes de fossettes, (4) fusion, et (5) présence d'os anamestiques. Le parcours des lignes de fossettes moyennes et postérieures ainsi que la fusion de croissance des os de la série latérale (os L_1 à N) sont les deux caractères qualitatifs les plus variables. Les fusions entre les éléments osseux d'une même série (série médiane et latérale) sont fréquents et se produisent surtout sur le parcours des canaux sensoriels profonds. L'étude des statistiques bidimensionnelles et l'analyse des composantes principales ont permis d'identifier des variations de forme reliées à la taille (allométrie) et des fluctuations de la symétrie bilatérale des os de la série médiane. Les patrons de variation crânienne de *Scaumenacia* sont comparés à ceux d'autres taxa.

MOTS CLÉS
dipneustes,
morphométrie,
allométrie,
variation intraspécifique,
crâne,
Dévonien supérieur.

ABSTRACT
The study of *c.*100 skulls of the dipnoan *Scaumenacia curta* (Whiteaves) allows to evaluate patterns of intraspecific variation. The different types of intraspecific variation in the skull roof of *Scaumenacia* could be classified into the following categories: (1) change of proportions, (2) spatial competition (minor and major), (3) plasticity in the pattern of pit-lines, (4) fusion, and (5) presence of anamestic bones. Trajectories of the middle and posterior pit-lines as well as the fusion among bones of the lateral series (bones L_1 to N) are the two most variable qualitative features. Fusions among elements belonging to a longitudinal series (median and lateral series) are more frequent than those in adjacent series, and occur principally along the trajectory of the main sensory canals. Bivariate statistics and principal component analysis were used to identify shape variation related to size (allometry) and fluctuating bilateral asymmetry among bones of the mesial series. Cranial patterns of variation of *Scaumenacia* are compared with those of other taxa.

KEY WORDS
dipnoans,
morphometry,
allometry,
intraspecific variation,
skull,
Upper Devonian.

INTRODUCTION

De tous les vertébrés fossiles, les dipneustes (Osteichthyes, Sarcopterygii) sont peut-être ceux qui suscitent le plus de controverses quant à leur morphologie (par ex. Watson 1926 ; Goodrich 1925, 1930 ; Forster-Cooper 1937 ; Jarvik 1968 ; Jollie 1973, 1981) et leur position phylogénétique au sein des Osteichthyes (par ex. Jarvik 1980 ; Rosen *et al.* 1981 ; Schultze 1981, 1987 ; Maisey 1986 ; Ahlberg 1991 ; Cloutier 1990 ; Cloutier & Ahlberg 1996). Jusqu'au début des années 1980, aucune homologie au sens strict n'avait été déduite pour les os formant le toit crânien des dipneustes. Cependant, la découverte de *Diabolepis speratus* (Chang & Yu 1984) a apporté certaines informations relatives aux homologies de la région occipitale du toit crânien de ce groupe (Ahlberg 1991 ; Cloutier & Ahlberg 1996).

La variation morphologique des dipneustes fossiles a déjà été notée (Westoll 1949 ; Long 1992 ; Cloutier 1996), mais peu d'auteurs l'ont étudiée en détail (Vorob'eva & Minikh 1968 ; Kemp 1977 ; Cloutier 1991 ; Cloutier *et al.* 1993). Il est généralement admis que le toit crânien des dipneustes présente une « grande » variabilité intraspécifique (Westoll 1949 ; Long 1992). Ceci amena certains auteurs (voir Lehman 1966) à qualifier le toit crânien des dipneustes paléozoïques de « mosaïque » ou de « marqueterie d'os dermiques ». Ces termes reflètent plus une difficulté d'interprétation de la part des auteurs que la complexité de l'arrangement des os. Jarvik (1980) adopte une attitude plus rationnelle en mentionnant que certaines parties du toit crânien sont variables tandis que d'autres parties sont plus stables, tels les os mésiaux.

Selon Westoll (1949), les crânes des genres *Dipterus* et *Scaumenacia* sont très variables. Afin de quantifier et de déterminer la variation de l'arrangement des os du toit crânien, la présente étude a pour objet l'espèce frasnienne de *Scaumenacia curta*. Le nombre des spécimens disponibles a permis d'analyser la variation à l'aide de méthodes statistiques. Jusqu'ici, peu d'auteurs n'avaient encore mis à profit, dans l'étude des dipneustes, la possibilité de décomposer la variation de tout un ensemble de caractères morphométriques à l'aide de la méthode des composantes principales (Jolicoeur & Mosimann 1960 ; Jolicoeur 1963a, b).

Bien qu'il ne soit pas possible de déterminer les causes de la variation chez une espèce fossile, certains mécanismes de la variation, déterminés chez des organismes vivants peuvent être extrapolés chez les formes fossiles (Graham-Smith 1978). Spiegelman (1945), Devillers (1965) et Corsin (1968) ont démontré que les ébauches osseuses du crâne d'espèces actuelles de poissons et d'amphibiens se concurrencent du point de vue spatial. Ainsi l'organogénèse et la croissance d'un ensemble d'os dermiques peuvent être considérées en termes de concurrence physiologique (« compétition ») entre plusieurs ébauches pour un territoire osseux. Cette concurrence se ferait pour l'utilisation d'un même substrat ou de matériel cellulaire, étant donné que l'approvisionnement est limité (Corsin 1968 ; Devillers & Corsin 1968). Par l'observation de la forme des os et à l'aide des méthodes statistiques, certaines déformations osseuses du toit crânien provoquées par le mécanisme de concurrence spatiale sont décrites chez *S. curta*.

La présente étude vise quatre objectifs principaux : (1) décrire la morphologie du toit crânien de *Scaumenacia curta* ; (2) mettre en évidence les différents types de variations morphologiques et morphométriques du toit crânien de *S. curta* ; (3) comparer les patrons de variation mis en évidence chez *Scaumenacia* avec ceux observés et décrits chez d'autres espèces dévoniennes ; et (4) réviser les hypothèses sur la position phylogénétique de *S. curta* proposée par Bertmar (1968), Thomson & Campbell (1971), Miles (1977), Marshall (1987), Campbell & Barwick (1990), et Schultze & Marshall (1993).

Cet article est une version modifiée du mémoire de Mastet of Science de l'auteur, réalisé en 1984 à l'Université de Montréal sous la direction des professeurs Pierre Jolicœur et Paul Pirlot.

CADRE GÉOLOGIQUE

Le matériel d'étude provient de la Formation d'Escuminac (Dévonien supérieur, Frasnien moyen ; Cloutier *et al.* sous presse). Cette forma-

tion affleure en quatre endroits précis à Miguasha, sur la rive nord de la rivière Restigouche, entre les lots municipaux 185 à 195 et 203 à 216 de Nouvelle, comté de Bonaventure, Québec (Fig. 1). Les spécimens proviennent de différents niveaux stratigraphiques de la Formation d'Escuminac ; Cloutier *et al.* (sous presse) mentionnent la présence de *Scaumenacia* entre les couches 8 et 390 de la formation. La position stratigraphique précise n'est connue que pour quelques spécimens de cette étude, entre autres près d'une trentaine de spécimens conservés en trois dimensions de *S. curta* provenant de la couche 356 située dans le chenal (Hesse & Sawh 1992), soit environ quatre-vingt-quinze mètres au-dessus du lit de base de la Formation d'Escuminac (la puissance totale de la formation étant de cent dix-neuf mètres).

La période de temps couverte par la Formation d'Escuminac demeure inconnue, bien que certaines données (1) palynologiques, (2) sédimentologiques et (3) paléoécologiques suggèrent que la durée a été relativement faible, voire de l'ordre de un ou deux millions d'années. Aucune donnée absolue n'est disponible jusqu'à ce jour qui permettrait de déduire l'âge exact de la formation.

1. La Formation d'Escuminac ne couvre qu'un seul assemblage de miospores (Zone « BJ-BM » de Richardson & McGregor 1986 ; Cloutier *et al.* sous presse).

2. Selon Bayer & McGhee (1989, tabl. 2), le Frasnien a une durée de neuf millions d'années

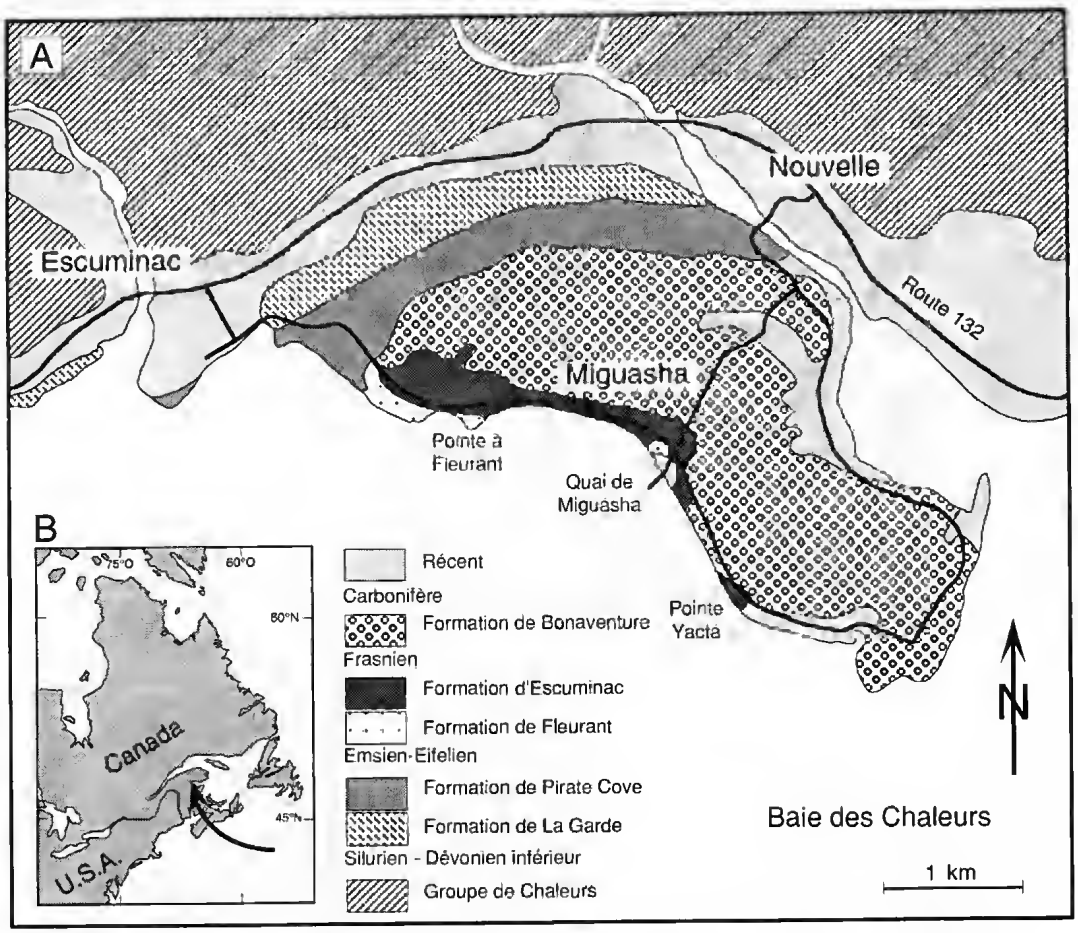


FIG. 1. — **A**, carte géologique de la Formation d'Escuminac (d'après Hesse & Sawh 1992) ; **B**, emplacement de Miguasha sur une carte générale de la côte atlantique de l'Amérique du Nord.

(372 à 363 millions d'années). Des données sur le taux de sédimentation au Frasnien dans l'état de New York, États-Unis (Bayer & McGhee 1989, fig. 1) nous indiquent un taux d'environ 45 m par million d'années ; ainsi, postulant un taux de sédimentation comparable, en milieu marin côtier, l'épaisseur de la Formation d'Escuminac donne une valeur d'environ 2,6 millions d'années.

3. Tant les espèces réparties dans toute la formation (*Escuminaspis laticeps*, *Bothriolepis canadensis*, *S. curta*, *Eusthenopteron foordi*, *Holoptychius jarviki*) que celles limitées à certains niveaux (*Homalacanthus concinnus*, *Cheirolepis canadensis*) ne présentent pas de changement morphologique apparent entre la base et le sommet de la Formation d'Escuminac. L'assemblage *Scaumenacia* – *Eusthenopteron* – *Bothriolepis* – *Escuminaspis* est conservé tout au long de la formation (Cloutier *et al.* sous presse ; Parent & Cloutier 1996). Il est peu probable qu'un tel assemblage écologique puisse persister sur une longue durée et de surcroît sans changement morphologique apparent.

Ainsi le matériel constitue-t-il vraisemblablement un échantillon aléatoire (*cf.* Parent & Cloutier 1996) provenant d'une seule population locale.

MATÉRIEL

Plus de mille quatre cents spécimens de l'espèce *Scaumenacia curta* (Whiteaves 1881) ont été répertoriés dans les collections américaines, canadiennes et européennes (Parent & Cloutier 1996 ; Cloutier *et al.* sous presse). Le crâne était préservé en presque totalité sur environ cent spécimens et cinquante-deux ont pu être mesurés.

Les spécimens étudiés sont conservés dans les musées et institutions suivants :

AMNH : American Museum of Natural History, New York, États-Unis (AMNH 5912, 7677, 9845, 11569, 11570, 11571, 11572, 11573, 11575, 11576, 11580, 38-71-12810).

BMNH : The Natural History Museum, London, England (BMNH P.5486, P.60496, P.60497, P.60498, P.60540).

FMNH : Field Museum of Natural History, Chicago, États-Unis (FMNH 6244).

LTC : Laboratoire Teilhard de Chardin, département des Sciences de la Terre, Université du Québec à Montréal, Montréal, Canada (LTC 17, 19, 146).

MHNM : Musée d'Histoire naturelle de Miguasha, Parc de Miguasha, Miguasha, Canada (MHNM 04-02, 04-03, 04-06, 04-11, 04-18, 04-24, 04-28, 04-34, 04-41, 04-43, 04-46, 04-63, 04-64, 04-67, 04-12-74, 04-116, 04-125, 04-155, 04-171, 432, 442, 445, 461).

NMC : Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canada (NMC 4326h, 4421, 4422, 8698) ;

RM : Redpath Museum, Université McGill, Montréal, Canada (RM 14772b).

RMS.G : Royal Museums of Scotland, Edinburgh, Scotland (RMS.G 1887.20.10, 1897.51.174).

ULQ : Musée de Géologie, département de Géologie, Université Laval, Sainte-Foy, Canada (ULQ 4, 15, 69, 232, 256, 845, 907, 1069, 1423, 7503).

Abréviations

A-Z, 1-9	os dermiques du crâne ;
clp	canal de la ligne profonde ;
co.sp.	concurrence spatiale ;
cs	commissure supratemporale ;
cso	canal supraorbitaire ;
f.part.	fusion partielle ;
laf	ligne antérieure de fossettes ;
lmf	ligne moyenne de fossettes ;
lpf	ligne postérieure de fossettes ;
Op	opercule ;
os an.	os anamestique ;
otiq	segment otique du canal supraorbitaire ;
Pa	pariétal ;
Pp	postpariétal ;
(type 1b)	variation des lignes de fossettes du type 1b ;
+	fusion.

MÉTHODES

Caractères morphométriques

La plupart des trente caractères morphométriques du toit crânien ont été définis comme des distances linéaires entre deux points d'intersection de sutures (Fig. 2). Ces points d'intersection correspondent généralement au point de rencontre de trois os adjacents. À cause de l'état variable de la préservation des spécimens, les caractères n'ont pu être tous mesurés dans tous les cas. Les mesures ont été prises seulement sur les spécimens peu déformés, dont le toit crânien

possédait au moins quatre os de la série médiane. Voici la liste des trente et un caractères morphologiques mesurés sur les spécimens de *Scaumenacia curta* (Fig. 2), ainsi que leurs effectifs respectifs :

0. Longueur totale de l'individu entre la marge antérieure des os E et l'extrémité postérieure de la nageoire caudale ; N = 93.
1. Longueur maximale de l'os B ; N = 50.
2. Largeur maximale de l'os B ; N = 50.
3. Largeur postérieure de l'os B ; N = 50.
4. Largeur de l'os B au niveau de la suture des pariétaux et postpariétaux ; N = 50.
5. Largeur antérieure de l'os B au niveau de la suture entre les os C et les pariétaux ; N = 50.
6. Longueur latérale gauche de l'os B ; N = 49.
7. Longueur latérale droite de l'os B ; N = 51.
8. Distance entre la pointe antérieure de l'os B et le niveau postérieur des lignes antérieures de fossettes ; N = 36.
9. Longueur médiane de l'os C gauche ; N = 47.
10. Longueur médiane de l'os C droit ; N = 47.
11. Longueur latérale de l'os C gauche prise entre la suture pariétal–os B et la suture série latérale-os E ; N = 44.
12. Longueur latérale de l'os C droit prise entre la suture pariétal-os B et la suture série latérale-os E ; N = 45.
13. Largeur maximale de la paire d'os C ; N = 42.
14. Largeur de l'os C gauche au niveau de la suture entre le pariétal et la série latérale ; N = 45.
15. Largeur de l'os C droit au niveau de la suture entre le pariétal et la série latérale ; N = 47.
16. Largeur antérieure de l'os C gauche ; N = 41.
17. Largeur antérieure de l'os C droit ; N = 45.
18. Largeur antérieure de la paire d'os C ; N = 40.
19. Longueur médiane de l'os E gauche ; N = 31.
20. Longueur médiane de l'os E droit ; N = 32.
21. Largeur postérieure du postpariétal gauche ; N = 41.
22. Largeur postérieure du postpariétal droit ; N = 40.
23. Longueur latérale du postpariétal gauche ; N = 39.
24. Longueur latérale du postpariétal droit ; N = 39.
25. Longueur de la suture entre le pariétal et le postpariétal gauches ; N = 41.
26. Longueur de la suture entre le pariétal et le

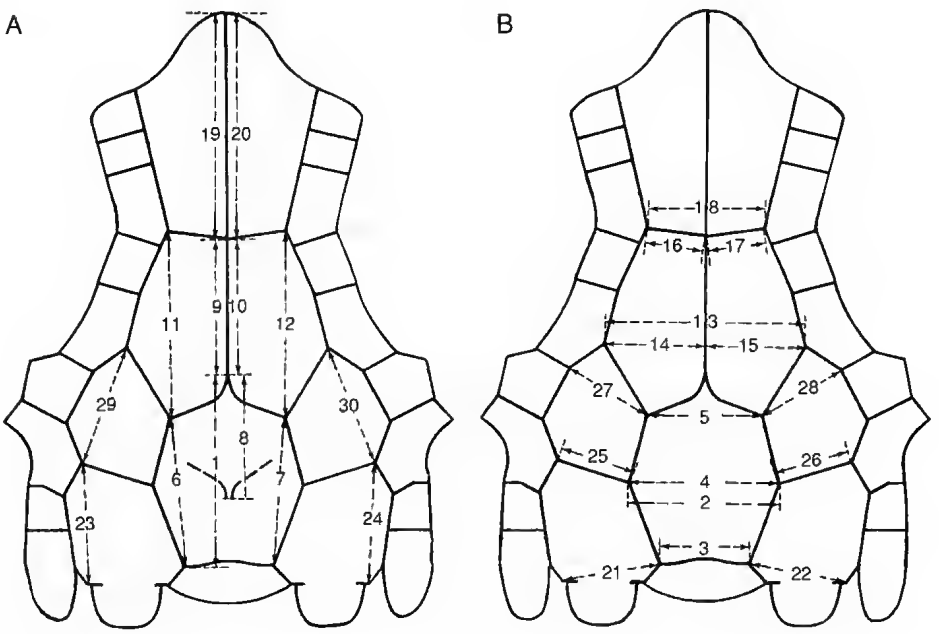


Fig. 2. — Caractères morphométriques du toit crânien de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, mesures de longueur. **B**, mesures de largeur. Voir le texte pour l'explication des mesures.

postpariétal droits ; N = 45.
27. Largeur antérieure du pariétal gauche entre les sutures des os C-B et des os X-L_1 ; N = 38.
28. Largeur antérieure du pariétal droit entre les sutures des os C-B et des os X-L_1 ; N = 42.
29. Longueur latérale du pariétal gauche entre les sutures des os Y_1-postpariétal et des os C-L_1 ; N = 35.
30. Longueur latérale du pariétal droit entre les sutures des os Y_1-postpariétal et des os C-L_1 ; N = 43.

MÉTHODES STATISTIQUES

Les toits crâniens mesurés (N = 52) étaient presque tous incomplets, à l'exception de dix spécimens. Voulant étudier les diverses sources de variation, j'ai préféré n'inclure que les spécimens possédant toutes les dimensions requises dans une analyse donnée plutôt que d'estimer les variables manquantes. Ainsi, selon l'état de préservation des spécimens, des sous-échantillons ont été formés en fonction du nombre de spécimens possédant tous les caractères morphométriques requis. L'effectif disponible sera spécifié dans le cas de chaque analyse ou de chaque diagramme de dispersion.

Les variables X 1-30 ont été transformées en logarithmes décimaux Y, afin de rendre les distributions normales et tel qu'indiqué par Jolicoeur (1963a), la transformation logarithmique présente plusieurs propriétés optimales pour les études de proportions et de croissance.

Toutes les ellipses d'équiprobabilité ont été tracées à partir des vecteurs moyens, des matrices de covariance des échantillons étudiés et de la distribution du T^2 de Hotelling au seuil de signification $\alpha = 0{,}05$.

Dans le cadre de notre étude, l'analyse des composantes principales (Morrison 1976) a servi à déterminer et à quantifier les diverses sources de la variation biométrique (Jolicœur & Mosimann 1960 ; Jolicœur 1963a, b). Les analyses des composantes principales ont été effectuées à partir des matrices de covariance des échantillons, ces matrices ayant été calculées à partir des variables transformées en logarithmes pour des ensembles de six variables ou moins. Des ensembles de six variables ou moins ont été choisis parce que les résultats étaient plus faciles à interpréter biologiquement que ceux des analyses utilisant un plus grand nombre de variables.

Croissance relative

La croissance a été étudiée à l'aide de méthodes bidimensionnelles et multidimensionnelles. Un premier examen graphique a permis de représenter rapidement les couples de variables logarithmiques qui étaient sujets à une relation d'allométrie. Il s'agit de tracer une droite d'isométrie de pente 1 passant par le point milieu ($\overline{Yi}$, $\overline{Yj}$) du nuage de dispersion des logarithmes, l'échantillon étant circonscrit par une ellipse d'équiprobabilité (95 %). Si la droite d'isométrie coupe l'ellipse obliquement, ceci suggère qu'il y a une relation allométrique entre les deux variables. Pour détecter l'allométrie bidimensionnelle, j'ai calculé les intervalles de confiance des pentes de trois droites d'estimation pour les variables transformées en logarithmes, selon la méthode de Jolicœur & Heusner (1971) : (1) la droite d'estimation de l'ordonnée à partir de l'abscisse ; (2) l'axe majeur des deux variables ; et (3) la droite d'estimation de l'abscisse à partir de l'ordonnée. Si les trois intervalles de confiance couvrent la valeur hypothétique 1 (isométrie), l'hypothèse d'isométrie (Ho) doit être acceptée (Jolicœur & Heusner 1971). L'allométrie multidimensionnelle a été détectée en comparant un vecteur hypothétique d'isométrie au vecteur des cosinus directeurs de l'axe majeur obtenu par l'analyse des composantes principales sur la matrice de covariance des données transformées en logarithmes, tel que proposé par Jolicœur (1963a, c).

Symétrie bilatérale

La symétrie bilatérale de *S. curta* a été étudiée à l'aide des méthodes graphiques bidimensionnelles, des coefficients de corrélation et de l'analyse des composantes principales tels qu'utilisés par Jolicœur (1963b).

DÉFINITIONS DE CERTAINS TERMES MORPHOLOGIQUES

Voici la définition de certains termes qui seront utilisés lors des descriptions morphologiques ainsi que lors de la discussion.

Centre de croissance

Le terme « centre de croissance » est utilisé pour désigner l'endroit où l'ossification d'un os a débuté au cours de l'embryogenèse. Ce terme peut prêter à confusion puisque la formation du tissu osseux, au cours de la croissance, se fait, non pas au « centre de croissance », mais plutôt aux sutures, qui sont les lieux actifs de la croissance périphérique des os (Pritchard *et al.* 1956).

Concurrence spatiale

L'expression « concurrence spatiale » sera utilisée pour désigner la relation occasionnellement observable entre l'agrandissement d'un os et la diminution de ses voisins. L'expression « concurrence spatiale » est employée de préférence à « compétition territoriale » parce que cette dernière expression aurait une connotation écologique qui ne serait pas nécessairement justifiable au niveau cellulaire.

La concurrence spatiale chez un fossile se reconnaît lorsqu'un os a débordé de son territoire normal et s'est infiltré marginalement dans le territoire d'un os adjacent.

Croissance

Par définition, la croissance fait référence à une augmentation de la taille (Henderson *et al.* 1963). Selon Schultze (1984), les fossiles ne permettent pas l'étude de la croissance proprement dite, sauf s'il peut être démontré qu'une série de spécimens de tailles différentes provient d'un court intervalle de temps et qu'elle appartient à une seule espèce. Le terme « croissance » est utilisé ici en référence à une série de spécimens fossiles de tailles différentes provenant d'une seule espèce et d'une même localité ; cette différence de taille est interprétée comme étant le résultat de la croissance.

Fusion

Le nombre d'os dermiques peut diminuer soit par fusion, soit par perte. Ces termes ont une définition rigoureuse relative à l'ontogénie mais moins précise en ce qui concerne la phylogénie (Jardine 1969 ; Patterson 1977). Selon Jardine (1969) et Miles (1977), (1) une information ontogénétique complète est requise afin de distinguer une perte d'une fusion ontogénétique et (2) une information phylogénétique complète est requise afin de discerner une perte d'une fusion phylogénétique. Selon Patterson (1977), deux os ne peuvent fusionner durant l'ontogenèse que si leurs centres de croissance coïncident, alors que deux os ne peuvent fusionner durant la phylogenèse que si leurs centres d'ossification coïncident à la suite d'un rapprochement progressif résultant d'ontogenèses successives.

Des deux types de fusion dermique déterminés par Beltan (1962), soit la fusion embryologique et la fusion de croissance, seule la seconde peut être identifiée objectivement sur un fossile. La fusion de croissance se reconnaît lorsqu'un élément osseux possède au moins deux centres de croissance (White 1965) et que son contour correspond approximativement au contour conjoint des os impliqués dans cette fusion. La position des centres de croissance est alors semblable à celle des os non fusionnés. Selon Devillers & Corsin (1968), la fusion de croissance serait causée par un accroissement d'affinité entre deux os.

La fusion embryologique et certaines concurrences spatiales peuvent être confondues. Ces derniers processus se caractérisent par la présence d'un seul centre d'ossification. En théorie, dans la fusion embryologique, le centre de croissance de l'os occupera une position intermédiaire à celles qu'occuperaient les centres de croissance de chacun des os non fusionnés, tandis que la position du centre de croissance de l'os entrant en concurrence pour un territoire adjacent demeure inchangée.

Os anamestiques

Les « os anamestiques » sont des éléments osseux surnuméraires de formes variables mais généralement de taille plus importante que les os intrasuturaux incorporés entre les os réguliers (Henderson *et al.* 1963 : 27 ; Westoll 1936 : 166). Cependant, nombre d'auteurs utilisent ce terme pour définir tous les os n'étant pas traversés par des canaux sensoriels ou ne servant pas de support pour un segment de ces canaux sensoriels. On parle d'os anamestiques principalement dans le cas du crâne des poissons ; chez les vertébrés supérieurs, des structures similaires sont nommées « os wormiens » ou « *ossa triquetra* » (Gray 1977).

TABLEAU 1. — Différentes terminologies des os du toit crânien des dipneustes. L'interprétation de Goodrich (1925) est basée sur l'anatomie de *Dipterus valenciennesi*, *Scaumenacia curta*, *Sagenodus* sp. et *Ctenodus* sp. ; les interprétations de Romer (1936), Westoll (1949) et Miles (1977) se fondent sur une comparaison de plusieurs espèces ; Forster-Cooper (1937) et White (1965) se fondent sur *Dipterus valenciennesi* ; Thomson & Campbell (1971) fondent leur interprétation de la joue sur *Dipnorhynchus sussmilchi*, et sur une comparaison de plusieurs espèces dévoniennes pour le toit crânien ; Krupina (1987) sur *Andreyevichthys epitomus* ; Ahlberg (1991) sur le toit crânien de *Diabolepis speratus* et *Dipnorhynchus sussmilchi*, et de *Griphognathus* pour ce qui a trait à la joue ; Cloutier (1990) sur une comparaison de plusieurs espèces. Le symbole « + » indique une fusion supposée.

Os	Goodrich (1925)	Watson (1926)	Romer (1936)	Forster-Cooper 1937)	Westoll (1949)	White (1965)	Lehman (1966)	Thomson & Campbell (1971)	Miles (1977)	Krupina (1987)	Ahlberg (1991)	Cloutier (1990)
E	Frontal	Nasal	B-4	E	E	E	Postrostral$_2$ + Frontal médian$_1$	E	E	Postrostral	E	E
D	Interfrontal	Interfrontal	A-2	D	D	D	Frontal central	D	D		Pineal bones	
C	Parietal	Frontal	B-3	C	C	C	Frontal médian$_2$	C	C	Frontal medial	C	C
B	Dermal supra-occipital	Parietal + Postparietal	A-1	B	B	B	Pariétal central	B	B	Parietal central	B	B
A		Interparietal	A-0	A	A	A	Extrascapulaire médian	A	A		Median extrascapular	Median extrascapular
Pariétal	Intertemporal	Intertemporal	B-2	J	J1	J	Pariétal latéral$_1$	J	J	Parietal lateral$_2$	Parietal	Parietal
Postpariétal	Postparietal	Tabular + Supratemporal	B-1	I	I	I2	Pariétal latéral$_2$ + Extrascapulaire latéral$_1$	I	I	Parietal lateral$_1$	Postparietal	Postparietal
H				G		scale		H				H
O		Marginal	C	O		O	Nasal	O1, O2			Tectal	
N$_{(N)}$		Marginal	C	N	N	N	Nasal	N	N		Nasal	Supraorbital
M$_{(M)}$	Prefrontal	Marginal	C	M	M	M	Frontal latéral	M	M		Nasal	Supraorbital
L$_1$, L$_2$	Marginal	Marginal	C-5	L	L1, L2	L1, L2	Frontal latéral	L1, L2 ou L	L	Nasal1, 2 + Frontal lateral$_2$	Nasal	Supraorbital (L1, L2)
K	Postfrontal	Postfrontal	C-4	K	K	K	Frontal latéral	K	K	Dermosphenoticum$_2$	Nasal	
X	Postfrontal	? Postorbital	C-3	X	X	X	Dermosphénotique	X	X	Dermosphenoticum$_1$	Intertemporal	Intertemporal
Y$_1$	Supratemporal	Squamosal	C-2	Y	Y2	Y1	Dermoptérotique antérieur	Y1	Y1	Dermopteroticum	Supratemporal	Supratemporal
Y$_2$	Tabulare		C-1		Y1	Y2	Dermoptérotique postérieur	Y2	Y2	Extrascapular lateral	Tabular	Tabular
Z			X	H	H	Z	Extrascapulaire latéral$_2$	Z	Z		Lateral extrascapular	Lateral extrascapular
1a				Lateral rostral	1C	11	Os infraorbital$_1$		1c	Lacrimal$_1$		
1b				1	1A + 1B	12	Os infraorbital$_2$	1	1a+1b	Lacrimal$_2$	Lacrimal	Lacrimal
2	Supraorbital		D	2	2	2	Supraorbito-tectal	2	2	Supraorbital	Tectal	
3	Postorbital		D	3	3	3	Sousorbital	3	3	Supraorbital$_2$	Supraorbital	3
4				4	4	4	Postorbital	4	4	Supraorbital$_3$	Postorbital	Postorbital
5				5	5	5	Os infraorbital$_5$	5	5	Postorbital	Jugal	Jugal
6				6	6	6	Os infraorbital$_4$	6	6		Lacrimal	Jugal
7				7	7	7	Os infraorbital$_3$	7	7	Lacrimal$_3$	Lacrimal	Lacrimal
8				8	8	8	Os préoperculaire$_a$	8	8		Squamosal	Squamosal
9a-e				9	9	9	Os préoperculaires$_b$	9	9a		Preopercular	Preopercular
9b-e				9	9	9	Os préoperculaires$_{c-h}$	9	9b-e		Preoperculo-submandibular	9b-e
10				10	10	10	Quadratojugal	10, 11	10		Quadratojugal	Quadratojugal

Os intrasuturaux

Les « os intrasuturaux » sont de très petits éléments dermiques variables, localisés dans la suture entre deux os normaux adjacents (Beltan 1962).

GÉNÉRALITÉS SUR LE TOIT CRÂNIEN DES DIPNOI

Plusieurs auteurs (Watson & Day 1916 ; Watson & Gill 1923 ; Romer 1936 ; Holmgren & Stensiö 1936 ; Forster-Cooper 1937 ; Westoll 1949 ; Lehman 1966 ; Thomson & Campbell 1971 ; Miles 1977 ; Jarvik 1980 ; Campbell & Barwick 1982a, b, 1984) ont contribué à la connaissance générale de la morphologie crânienne des dipneustes. De ces travaux, il ressort que plusieurs caractères crâniens retrouvés chez les dipneustes sont uniques à ce groupe (Schultze & Campbell 1987).

Un des problèmes relatifs à ce groupe est lié au fait que chez les formes primitives, tels les *Uranolophus*, *Dipnorhynchus*, *Speonesydrion*, le toit crânien présente un patron mésomérique relativement différent de celui retrouvé chez les formes primitives des autres groupes d'Osreichthyes, principalement dans la partie antérieure du toit crânien, à l'exception de *Youngolepis*. Étant donné que le patron crânien diffère (en terme de relations topographiques entre les éléments osseux et sensoriels) entre les formes primitives de dipneustes et les formes primitives d'actinoptérygiens et des représentants des autres groupes de sarcoptérygiens, il est difficile de reconnaître les caractères homologues pour ce qui a trait aux os dermiques formant le toit crânien et la joue.

Certains auteurs, dont Watson (1926), Goodrich (1925, 1930), Holmgren & Stensiö (1936) et Lehman (1959, 1966) ont tenté d'appliquer aux dipneustes la nomenclature crânienne utilisée pour la majorité des ostéichthyens et des tétrapodes. Cependant, les homologies au sens strict font l'objet de controverses (Lehman 1975 ; Jarvik 1960, 1980 ; Jollie 1981 ; Maisey 1986 ; Schultze 1987 ; Schultze & Campbell 1987). Devant la difficulté de démontrer les homologies, Romer (1936) et Forster-Cooper (1937) proposèrent chacun un système de nomenclature alphanumérique. Par la suite, Westoll (1949), White (1965), Jarvik (1968), Thomson & Campbell (1971) et Campbell & Barwick (1982a) apportèrent certaines modifications aux nomenclatures déjà existantes. Le tableau 3 établit la correspondance des terminologies proposées par divers auteurs en ce qui concerne plus particulièrement *Scaumenacia curta*. Récemment, Ahlberg (1991) et Cloutier & Ahlberg (1996) proposèrent une série d'homologies pour la majorité des os du toit crânien et de la joue (Tableau 1).

La nomenclature utilisée pour les os crâniens est principalement celle de Forster-Cooper (1937) avec les modifications apportées par Cloutier & Ahlberg (1996). On admet généralement que le toit crânien (Fig. 3A) est constitué de trois séries antéro-postérieures d'os et d'une série d'extrascapulaires dont le nombre et l'arrangement varient selon les espèces. La série médiane comprend les os F, E (pairs), D, C (pairs) et B ; latéralement aux os C et B se trouvent le pariétal (os J selon la terminologie de Forster-Cooper 1937 ; Tableau 1) et le postpariétal (os I selon la terminologie de Forster-Cooper 1937). La partie antérieure de la série latérale comprend une série d'os variables, soient les os Q, P, N, M, L et K ; le terme L s'applique généralement à deux os (L_2 et L_1). La partie postorbitaire de la série latérale comprend l'os X et les deux os Y (Y_1 et Y_2). La série supraorbitaire comprend les os 2 et 3. La série extrascapulaire comprend les os A, H, et Z ; l'os A est homologue à l'extrascapulaire médian d'autres groupes de sarcoptérygiens. Schultze (1969) et Thomson & Campbell (1971) ont défini la topographie générale de chacun de ces os. Toutefois, il est important de noter que chez les formes primitives telles *Diabolepis*, *Uranolophus*, *Dipnorhynchus* et *Speonesydrion*, les os E sont non différenciés de la mosaïque rostrale, plusieurs os D peuvent être présents, et les postpariétaux sont incorporés entre les os B et A.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

OSTEICHTHYES Huxley, 1880
SARCOPTERYGII Romer, 1955
RHIPIDISTIA Cope, 1887

AKINETIA Gardiner, 1984
DIPNOIFORMES Cloutier *in* Schultze, 1992
DIPNOI Müller, 1844

Famille PHANEROPLEURIDAE Huxley, 1861

DIAGNOSE. — Dipneuste avec de larges os B, C et E. Os D généralement absent. Ligne moyenne de fossettes présente sur l'os B. Longueur de la deuxième nageoire dorsale égale à plus du quart de la longueur totale de l'animal. Écailles et os dermiques sans cosmine.

Genre *Scaumenacia* Traquair, 1893

ESPÈCE TYPE. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves 1881) ; Frasnien moyen, Formation d'Escuminac, Miguasha, Québec, Canada.

DIAGNOSE. — Hauteur maximale du corps d'environ le sixième de la longueur totale. Première nageoire dorsale peu élevée, ayant une hauteur maximale d'un huitième à un septième de sa longueur et qui s'insère au niveau du quatrième supraneural. Absence de radiaux ossifiés associés avec la première nageoire dorsale. Première nageoire dorsale correspondant à 16 % de la longueur totale de l'animal ; deuxième nageoire dorsale à 30 % de la longueur totale. Deuxième nageoire ayant une hauteur maximale correspondant aux deux tiers de la hauteur du corps.

Scaumenacia curta (Whiteaves, 1881)

DIAGNOSE. — Voir celle du genre.

DESCRIPTION

Whiteaves (1887 : 108) a décrit le toit crânien de *S. curta* comme étant formé de plusieurs plaques polygonales plus ou moins allongées longitudinalement, similaires à celles retrouvées chez *Dipterus*. Par la suite, le toit crânien a été illustré par quelques auteurs : Jaekel (1890, 1927), Eastman (1908), Hussakof (1912), Patten (1912), Goodrich (1925, 1930), Weitzel (1927), Holmgren & Stensiö (1936), Romer (1936, 1966), Stensiö (1947), Westoll (1949), Jarvik (1968, 1980), Graham-Smith (1978), Rosen *et al.* (1981), Cloutier (1996 ; Fig. 3) ; mais peu de ces derniers ont décrit la morphologie des os. Toutefois, le système sensoriel externe a été considéré plus explicitement par Stensiö (1947), Westoll (1949), Jarvik (1968), Thomson & Campbell (1971), Graham-Smith (1978) et Cloutier (1996).

Selon Goodrich (1909), l'arrangement des os du crâne de *S. curta* est le plus représentatif du groupe des dipneustes. Malgré cette affirmation, la morphologie détaillée du crâne de *S. curta* demeure peu connue hormis le travail de Cloutier (1996).

Dans la littérature, chacune des reconstitutions proposées correspond à un spécimen en particulier, qui ne représente pas l'ensemble de l'espèce. Jaekel (1927) avait même nommé un genre « *Canadipterus* », à partir d'un spécimen exceptionnel de *S. curta* qui présentait certaines variations morphologiques (Westoll 1949 ; Cloutier 1996).

Les os du toit crânien

La forme, la topographie et certains caractères descriptifs seront donnés pour chacun des os des séries médiane et latérale. La plupart des os du toit crânien de *S. curta* étant des os à canaux (Fig. 3A), je décrirai premièrement la position des canaux sensoriels par rapport à la topographie crânienne et, deuxièmement, les caractéristiques morphologiques de ces canaux.

Le système de la ligne latérale du toit crânien de *S. curta* comprend cinq canaux : (1) le canal supraorbitaire dans la série latérale, (2) le canal infraorbitaire, principalement sur la joue, (3) la commissure supratemporale dans la région postérieure du crâne, (4) le canal otique et (5) un segment de la ligne du corps dans l'os Z. On distingue trois lignes de fossettes : la ligne antérieure, la ligne moyenne et la ligne postérieure (Fig. 3A).

La série médiane. Elle couvre environ les deux tiers de la superficie totale du toit crânien chez *Scaumenacia*. Il s'agit donc de la principale composante du toit crânien de cette espèce. Chacun des os mésiaux occupe un territoire relativement grand par rapport à ceux des os crâniens des autres séries. L'os H est absent chez *S. curta*.

Les os E sont de forme trapézoïdale, environ trois fois plus longs que larges en moyenne, et plus larges antérieurement que postérieurement. Le centre de croissance de l'os E se situe un peu postérieurement au point central de l'axe médian de l'os. La marge antérieure de ces os est légèrement courbée vers le bas et ondulée latéralement. La partie descendante, à l'avant des os E, est plus mince que les autres os du crâne.

L'os D est absent, contrairement aux indications de Whiteaves (1887, pl. X, 2b), qui illustra un élément osseux entre la paire d'os E et la paire d'os C (NMC 4421). Seul le spécimen RMS.G 1887.20.10 possède un os D (Fig. 4 ; Cloutier 1996).

Les deux os C sont de forme approximativement trapézoïdale et environ 1,6 fois plus longs que larges. Leur centre de croissance est situé entre la moitié et le tiers postérieur de la longueur de l'os sur son axe médian. Pour un spécimen de taille moyenne, les os C ont une dimension à peu près égale aux os E.

L'os B, médian, est de forme heptagonale et relativement constante, et ce contrairement aux observations faites par Romer (1936) qui mentionne que cet élément est de forme variable. Chaque facette de l'os B correspond à une suture avec un os adjacent : antérieurement, il est bordé par la paire d'os C, latéralement par les pariétaux et postpariétaux, et postérieurement par l'os A. L'extrémité antérieure de l'os B se prolonge en pointe, se logeant entre la paire d'os C. La surface de l'os B est parcourue par les lignes de fossettes antérieures et moyennes droites et gauches ; la face interne est caractérisée par une crête antéro-postérieure médiane et une série de crêtes radiaires. Le centre de croissance se localise au centre géométrique de cet os. Cet élément osseux est le plus large du toit crânien.

L'os A, aussi médian, qui possède une marge postérieure arrondie, partage une suture principale avec l'os B et deux sutures antéro-latérales avec les postpariétaux ; la commissure supratemporale traverse l'os A transversalement. Outre ces caractères généraux, il n'y a que peu d'informations relatives à l'os A, étant donné qu'il n'est que très rarement préservé (par ex. BMNH P.6788, Fig. 5A ; BMNH P.5486, Fig. 5B). Westoll (1949) attribua cette faible fréquence de préservation au fait que cet os est mince et moins ossifié chez *Scaumenacia* que chez d'autres genres, tel *Dipterus*.

Le pariétal, qui porte une partie de la ligne antérieure de fossettes, est entouré latéralement par les os L_1, X et Y_1, mésialement par les os C et B, et postérieurement par le postpariétal. Sa taille est comparable à celle du postpariétal.

Le postpariétal est caractérisé en surface par les lignes de fossettes moyenne et postérieure et les pores du canal sensoriel de la commissure supratemporale ; le canal de cette commissure est logé en profondeur dans l'os. Westoll (1949 : 144, fig. 6E) illustra un os triangulaire postérieur au postpariétal droit, mais cette structure n'est pas un os indépendant ; il s'agit du processus postérieur du postpariétal (Fig. 3). Ce processus est semi-circulaire et possède une surface crénelée radiairement.

La série latérale. Les os de la série latérale sont traversés par les canaux sensoriels supraorbitaire et otique et un segment de la ligne du corps.

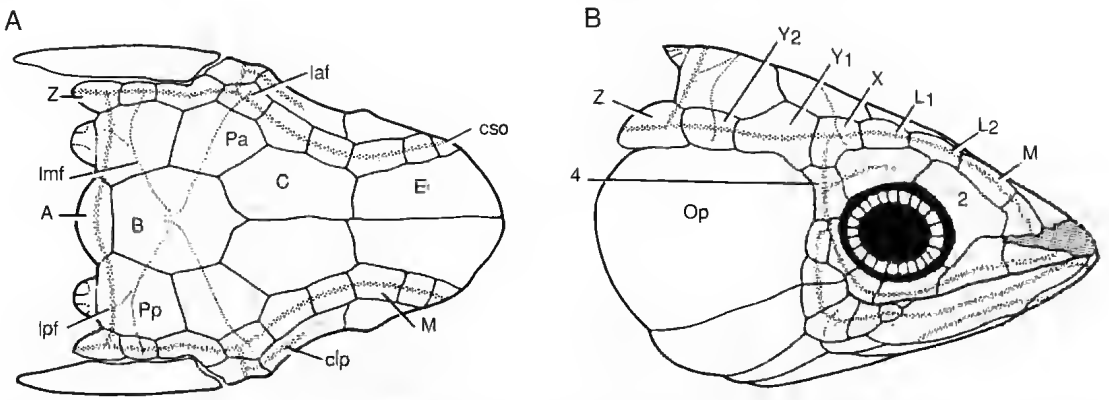


FIG. 3. — Reconstitution du crâne de *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; d'après Cloutier (1996). **A**, vue dorsale du crâne. **B**, vue latérale du crâne. Les dimensions des os de la série médiane (E, C, B, pariétaux et postpariétaux), de l'opercule et de l'orbite ont été calculées à partir des valeurs moyennes de l'échantillon. Le parcours des canaux céphaliques dorsaux et latéraux correspond à une disposition dite « normale » de symétrie.

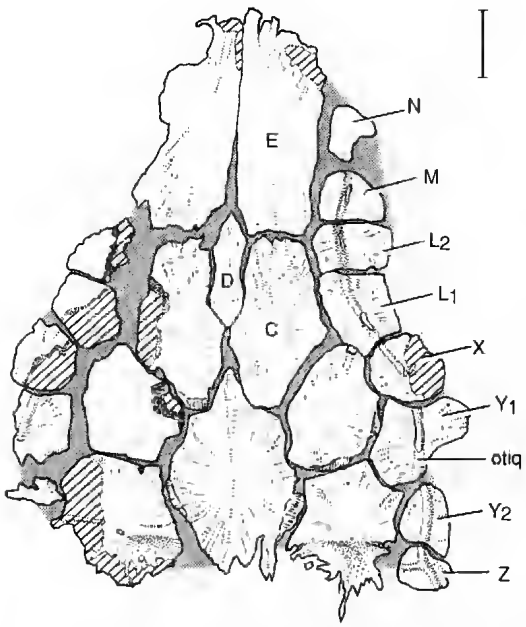


FIG. 4. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; vue interne du toit crânien du spécimen RMS.G 1887.20.10. À noter la présence de l'os D. Échelle : 5 mm.

Cette série montre des pores sensoriels en surface et une crête longitudinale sur la face interne (Fig. 4).

Selon Thomson & Campbell (1971), Westoll (1949) se serait basé uniquement sur la topographie pour nommer les os antérieurs à l'os X et établir ainsi son système complexe de fusions. La difficulté d'établir une terminologie adéquate pour ces os résulte de leur grande variabilité intraspécifique et interspécifique (forme, nombre et position).

L'os O, l'élément osseux le plus antérieur de la série latérale, est limité médialement par l'os E et latéralement par les os 2 et 1a. L'os N est bordé médialement seulement par l'os E et latéralement par l'os 2, alors que l'os M est limité médialement par l'os E et la partie antérieure de l'os C. L'os L_2 est bordé mésialement par l'os C et latéralement par l'os 2 et par la partie antérieure de l'os 3. L'os L_1 est bordé par les os L_2, C, le pariétal, les os X et 3. Le terme L_1 a été choisi de préférence au terme K utilisé par plusieurs auteurs, l'os K étant défini par Schultze (1969) et Thomson & Campbell (1971) comme étant l'os porrant l'extrémité antérieure de la ligne antérieure de fossette.

L'os X (« KX » de Schultze 1969, 1977) est situé entre le pariétal, les os Y_1, 4, 3 et L_1. Les canaux supraorbitaire et infraorbitaire se joignent dans cet os. La ligne antérieure de fossettes se termine en surface de l'os X, près de la suture partagée avec l'os 3. Schultze (1969, 1977) décrit l'os KX comme étant l'os qui porte l'extrémité antérieure de la ligne antérieure de fossettes ainsi que la bifurcation des canaux supraorbitaire et infraorbitaire. Il mentionne qu'il s'agit plutôt d'une appellation topologique qui n'implique pas un concept d'homologie.

L'os Y_1, environ deux fois plus long que large, est incurvé latéralement vers la joue. La bordure antérodorsale de l'opercule vient s'accoler sur la marge latérale concave de l'os Y_1. Aucun des spécimens étudiés n'a fourni d'informarion supplémentaire sur ce que Jarvik (1980) identifia comme une échancrure spiraculaire (« *spiracular notch?* ») sur l'os Y_1 (« X » de cet auteur). L'os Y_2 est limité mésialement par le postpariétal et reçoit la ligne moyenne de fossettes. La marge postérieure de l'os Y_2 est oblique à cause d'un recouvrement par l'os Z.

L'os Z, qui termine postérieurement la série latérale, est généralement plus grand que l'os Y_2 et sa marge postérieure est arrondie. La commissure supratemporale délimite sur cet os la fin du canal otique et le début de la ligne du corps (Fig. 4). Selon Jarvik (1968, 1980), la série latérale se terminerait par un os « Zp » portant un segment de la ligne du corps. Cet élément n'a été observé sur aucun des spécimens. Tel qu'illustré par Jarvik, l'os « Zp » occuperait une position relativement éloignée de la marge postérieure du dermocrâne et vraisemblablement du neurocrâne. Ainsi, cet os serait uniquement rattaché au crâne par une suture étroite avec l'os Z. De plus, la forme de la marge postérieure de l'os Z ne suggère pas qu'il y ait un os postérieur. À cause de l'ensemble de ces observations, l'existence de l'os « Zp » est douteuse.

Le parcours des canaux sensoriels. Le parcours des canaux céphaliques dorsaux est illustré sur la figure 3A. Les canaux de la ligne latérale passent en profondeur dans les os dermiques du crâne. Une crête marque le trajet des canaux sur la face

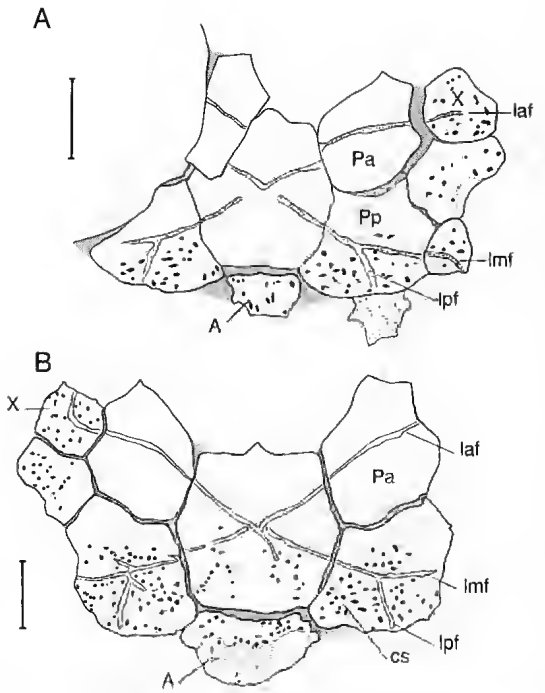


Fig. 5. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves). Partie postérieure du toit crânien montrant le parcours de la commissure supratemporale sur les postpariétaux et l'extrascapulaire médian (os A). A, spécimen BMNH P.6788 ; la commissure supratemporale passe exclusivement dans l'extrascapulaire médian. B, spécimen BMNH P.5486 ; la commissure supratemporale passe à la fois dans l'extrascapulaire médian et dans l'os B. Les trajectoires de la commissure supratemporale et du segment otique du canal supraorbitaire sont déduites de la position des pores des canaux sensoriels à la surface des os. Échelles : 5 mm.

interne des os, et, à partir de ces canaux, des canaux secondaires ramifiés ou non atteignent la surface de l'os et communiquent avec le milieu environnant par des pores sensoriels (Fig. 5A, B). Ces pores, situés au-dessus des centres de croissance des os, sont circulaires et deviennent de plus en plus ovoïdes lorsqu'ils occupent une position latérale plus périphérique par rapport aux centres de croissance (Fig. 6A, B).

Le nombre et la position des pores sur un os varient d'un individu à l'autre. Toutefois, de nouvelles données sur le patron des canaux sensoriels d'*Andreyevichthys* montrent que la trajectoire de ces canaux secondaires est relativement constante d'un individu à l'autre pour un os donné (obs. pers.). De façon générale, pour un même os, les individus de grande taille ont plus de pores que les individus de petite taille. Si l'on compare l'anatomie de *S. curta* à celle des Osteichthyes primitifs actuels, les neuromastes, groupés ou non, absents chez les fossiles, étaient probablement logés à la base des renflements dans les canaux sensoriels annelés. La base des canaux est perforée par des canalicules. Ces canalicules devaient loger les ramifications nerveuses reliant les canaux sensoriels aux divers rameaux latéraux des nerfs crâniens.

Les lignes de fossettes du toit crânien passent sur la surface des os. Le plancher des lignes de fossettes présente des seuils séparant des ensembles de 3 à 6 pores canaliculaires (Fig. 5A). Les neuromastes se situaient probablement dans le sillon en auge des lignes, au-dessus des pores canaliculaires.

1. Le canal supraorbitaire : une série de pores a été observée sur la marge antérieure des os E du spécimen ULQ 69. En raison de leur position antérieure sur le crâne, de leur proximité avec les pores sensoriels du canal supraorbitaire et de la possibilité d'un arrangement rectiligne pour certains de ces pores, cinq hypothèses d'interprétation sont ici proposées. Ces pores peuvent ainsi correspondre : (1) soit à ceux d'une ligne de fossettes commençant le canal supraorbitaire ; (2) soit à ceux d'une commissure rostrale ; (3) soit à ceux du canal supraorbitaire ; (4) soit aux pores des ampoules mécanoréceptives (Bemis & Northcutt 1992) ; (5) soit aux pores de vaisseaux sanguins. Cependant, il est possible que les pores présents puissent être interprétés à la lumière d'une combinaison de ces hypothèses.

Le canal supraorbitaire a son origine sur l'os O et traverse les éléments de la série latérale jusqu'à la ramification du canal infraorbitaire sur l'os X.

Le parcours du canal supraorbitaire est intimement lié aux centres de croissance des éléments osseux qui le supportent (Graham-Smith 1978), même si, à l'occasion, ces territoires présentent des anomalies. Ainsi le spécimen de *S. curta* (AMNH 11570) (Fig. 6A), dessiné par Westoll (1949 : 144, fig. 6h) et redessiné à partir de cette illustration par Thomson & Campbell (1971 : 37, fig. 11), montre que le trajet gauche du canal supraorbitaire tel qu'illustré est erroné puisqu'il passe non pas du « M + L_2 » au « L_1 + K » de Westoll, mais dans l'élément considéré comme

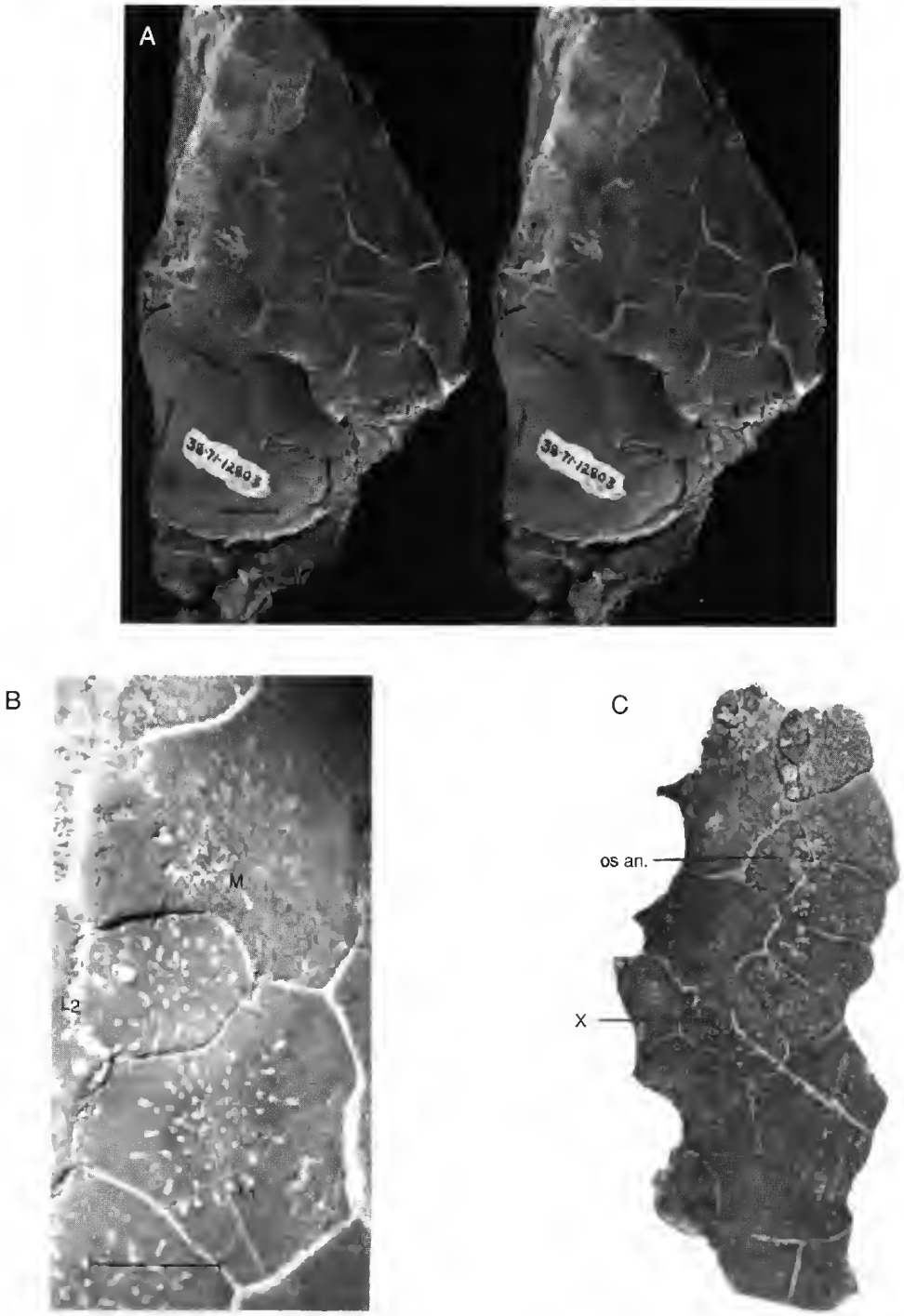


FIG. 6. — **A**, *Scaumenacia curta* (Whiteaves). AMNH 11570 (ancien numéro AMNH 38-71-12803) : paire stéréoscopique de la vue latérale gauche du toit crânien montrant la série d'os latérale. Échelle : 1 cm. **B**, *Scaumenacia curta* (Whiteaves). AMNH 11570 : exemple de concurrence entre les os L_1, L_2 et M (détail de A). À noter la position des pores sensoriels à la surface des os. Échelle : 5 mm. **C**, *Scaumenacia curta* (Whiteaves). MHNM 04-12-74 : vue latérale gauche du toit crânien montrant un os anamestique (x 0,77).

anamestique par cet auteur. Le canal parcourt les os L_1, L_2 et M (Fig. 6A, B).

2. Le canal infraorbitaire : circulant principalement sur la joue, il débute dans l'os X, à partir du canal supraorbitaire et se dirige vers la région sous-orbitaire de la joue (Fig. 3B). Une description détaillée du parcours du canal infraorbitaire se trouve dans les travaux de Stensiö (1947) et de Cloutier (1996).

Un court canal bifurque du canal infraorbitaire à partir de l'os 4 pour se terminer environ aux deux tiers de la longueur de l'os 3 (Fig. 3B). Tandis que Stensiö (1947 : 138-139) décrit ce court canal comme étant un large tube pouvant être une partie vestigiale de la ligne profonde (« *profundus line* »), Thomson & Campbell (1971) l'interprètent comme une courte branche du canal infraorbitaire. Chez *Amia calva* (Actinopterygii), le rameau postorbitaire du canal infraorbitaire (Allis 1889) occupe une position similaire au court canal retrouvé chez *S. curta* et certaines autres espèces de Dipnoi. Je propose d'utiliser le terme de ligne profonde afin de conserver une homogénéité de nomenclature au sein des gnathostomes (Northcutt 1989).

Le canal préoperculaire bifurque du canal infraorbitaire dans l'os 8 et se dirige vers la marge postérieure de la joue puis vers la mâchoire inférieure (Fig. 3B ; Cloutier 1996).

3. Le canal otique : il établit la connexion entre le canal supraorbitaire et la partie céphalique de la ligne du corps. Ce canal traverse les os X, Y_1, Y_2 et il se termine sur l'os Z, à la bifurcation où se joint la commissure supratemporale.

4. La commissure supratemporale : elle relie les deux branches latérales des canaux supraorbitaires et des lignes du corps. Le trajet de la commissure supratemporale, soit les os Z-postpariétal-A-postpariétal-Z, a été étudié par Stensiö (1947), Westoll (1949), Jarvik (1968, 1980), Thomson & Campbell (1971), Graham-Smith (1978) et Cloutier (1996). Le canal de la commissure supratemporale s'arque légèrement vers le centre de croissance du postpariétal, mais passe postérieurement aux lignes de fossettes moyennes et postérieures (Fig. 5A-B). Sur certains individus [par ex. BMNH P.5486 (Fig. 5B) ; BMNH P.60497 (Fig. 7A-B, D)], le canal de la commissure supratemporale passe dans les angles latéro-postérieurs de l'os B avant de pénétrer dans l'os A, s'il le pénètre.

5. La ligne du corps : le segment céphalique de la ligne du corps est présent dans l'os Z. La ligne latérale du corps se poursuit dans les écailles jusqu'au lobe de la nageoire caudale.

6. Les lignes de fossettes : Graham-Smith (1978) a montré la relation entre le trajet des lignes de fossettes et les centres de croissance des os pour différentes espèces de gnathostomes, dont *S. curta*.

Les différents parcours des lignes de fossettes seront décrits ci-dessous mais il est à noter que les trajets sont plus ou moins variables d'un individu à l'autre. Ainsi la ligne antérieure de fossettes [(« *anterior portion of posterior pit-line* » de Jarvik (1968, 1980) ; « *pit-line groove situated superficially to the blindly ending tube* » de Stensiö (1947 : 139)] débute au centre de l'os B puis se dirige antéro-latéralement jusque sur l'os X, traversant le pariétal (Figs 5A-B, 6A, 7B). La ligne moyenne de fossettes commence postérieurement à la ligne antérieure près du plan de symétrie sur l'os B et elle circule postéro-latéralement jusqu'à l'os Y_2 (Fig. 5A). Cette ligne s'incurve sur le postpariétal, passant au-dessus du centre de croissance de cet os. Les homologues bilatéraux des lignes antérieures et moyennes ne sont que très rarement en contact (voir Fig. 5A-B). La ligne postérieure de fossettes [« *posterior portion of posterior pit-line* » de Jarvik (1968, 1980)] débute en moyenne au-dessus du centre de croissance du postpariétal, postérieurement à la ligne moyenne, et se dirige vers le milieu de la marge postérieure de cet os sans toutefois l'atteindre. La ligne postérieure se termine au-dessus ou un peu postérieurement à la commissure supratemporale. Généralement, les lignes de fossettes traversent deux os adjacents au point milieu des lignes de sutures de ces os.

DESCRIPTION DES VARIATIONS

Variations morphologiques des os

La morphologie des os du toit crânien de *S. curta* varie légèrement d'un spécimen à l'autre. Certains des spécimens étudiés montrent des variations caractéristiques qu'il est possible de

décrire, telles, la présence d'os surnuméraires, la fusion de certains os, la concurrence spatiale entre éléments adjacents et la variation dans le parcours des canaux sensoriels.

Os surnuméraires

Chez les dipneustes fossiles, deux types d'os surnuméraires se rencontrent fréquemment : il s'agit des os anamestiques (Westoll 1936) et des os intrasuturaux (Jarvik 1950 ; Beltan 1962).

Parmi les spécimens examinés, seul le spécimen MHNM 04-12-74 (Fig. 6C) présente un os anamestique. Cet os est situé entre les os 2 et 3, et les os L_2 et M de gauche. Toutefois, aucun des spécimens observés au cours de la présente étude ne possédait d'os intrasutural. Les os variables de la série latérale portant une partie du canal supraorbitaire n'ont pas été considérés comme anamestiques. Toutefois, Romer (1936 : 249, fig. 3b) illustra un crâne où il identifia deux « *extra-elements* » : l'os inclus entre l'os C et le pariétal semble être effectivement un os anamestique, mais le second élément que Romer considéra comme un os anamestique est en réalité l'os L_1. Westoll (1949 : 144, fig. 6c ; Fig. 7C) représenta un os anamestique situé latéralement à l'os identifié comme étant l'os « Q+N+M+L_2 » ; ce spécimen illustré par Westoll (1949, fig. 6c) est le spécimen BMNH P.60497. Cependant cet os est traversé par un segment du canal supraorbitaire, tel qu'illustré à la figure 7B et D, donc il s'agit probablement de l'os O plutôt que d'un os anamestique.

La région des os L est sujette à une variation dans le nombre d'os. Le spécimen MHNM 04-12-74 (Fig. 6C) présente un os surnuméraire (deux os L_1' et L_1" à la place du seul L_1), puisque quatre os, et non trois, limitent la marge latérale de l'os C droit. Le spécimen AMNH 11573 (Fig. 9) présente plusieurs os de la série latérale entre les os N et X. Selon leur position relative aux os E et C, ces os sont interprétés comme étant les os M", M', L_2, L_1", et L_1'.

Concurrences spatiales et fusions

Lehman (1959) mentionna que la forme et le nombre des os dermiques sont souvent très variables d'un individu à l'autre pour la plupart des espèces de Dipnoi. La concurrence spatiale et la fusion d'os adjacents sont les deux sources majeures de cette variabilité chez *S. curta*.

Concurrences spatiales. Les os dermiques du toit crânien de *S. curta* ne se chevauchent presque pas, à l'exception de quelques spécimens où la pointe antérieure de l'os B se prolonge quelque peu antéro-latéralement sous la paire d'os C. Ainsi, il semble juste de supposer que, durant la morphogenèse et la croissance de *Scaumenacia*, les os butaient les uns sur les autres lorsqu'ils entraient en contact. Donc la forme de ces os dermiques (et la position des sutures) relève principalement de l'interaction entre chacun de ces os. Bien que les lignes de suture demeurent franches au cours de la croissance de *S. curta*, elles deviennent légèrement sinueuses chez les individus de grande taille. L'accroissement des os du toit crânien de *S. curta* se faisait donc par un accroissement superficiel sur toute la surface de l'os et un accroissement périphérique au niveau des sutures.

Chez *Scaumenacia*, les concurrences spatiales ont été classées en deux catégories, mineures et majeures. La concurrence mineure correspond à une modification dans la forme de la ligne de suture, mais non dans sa position, alors que la concurrence majeure s'observe lorsque la forme et/ou la taille de certains os diffèrent notablement de leur forme ou de leur taille normales. Quelques exemples représentatifs des deux types de concurrence spatiale sont présentés aux figures 7-9 et à la figure 6A, B et elles sont décrites ci-dessous.

1. Concurrence mineure : le spécimen MHNM 04-24 présente deux sutures dentelées entre l'os B et la paire d'os C (Fig. 7A). La dentelure de la suture est similaire de chaque côté du plan médian du crâne. Il semble que ce soit l'os B qui ait envahi le territoire des os C.

Le spécimen ULQ 1423 montre le postpariétal gauche ayant deux sutures ondulées, l'une avec le pariétal et l'autre avec l'os B (Fig. 7B). La marge latérale du postpariétal est normale. Le postpariétal gauche semble avoir envahi partiellement le territoire de l'os B et avoir « induit » une déformation de la suture commune aux os B et postpariétal droit. La déformation de la ligne de suture s'effectue surtout près du point où traversent les lignes moyennes de fossettes (voir aussi Fig. 9, spécimen AMNH 11573).

Sur plusieurs spécimens, la suture médiane aux os C est ondulée dans la région des centres de croissance de ces os (Figs 7A, 9). Ce type de concurrence mineure peut affecter les dimensions de la largeur des os C (X 14 et X 15). Un phénomène similaire s'observe pour la paire d'os E.

2. Concurrence majeure : Westoll (1949 : 144, fig. 6c ; Fig. 8A, C) illustra un crâne où l'on observe une concurrence majeure entre les os B et E gauche. Ce spécimen illustré par Westoll est ici représenté à la figure 7A-B ; il s'agit du spécimen BMNH P.60497. L'os C gauche est absent ; il n'y a aucune indication de fusion entre l'os C gauche et les os B ou E. L'os C gauche étant absent, l'os E gauche est prolongé postérieurement, alors que le côté gauche de l'os B est plus développé, occupant la majeure partie du territoire potentiel de l'os C. Un autre exemple de concurrence majeure est représenté à la figure 6A, B. En relation avec l'os L_2, il est possible que la croissance de cet os ait été inhibée temporairement ou que l'amorce de l'ossification ait été retardée, puisque les os L_1 et M ont envahi simultanément le territoire normalement réservé à cet os.

Fusions. Pour les besoins de la présente étude, seuls les cas évidents de fusions ont été considérés, c'est-à-dire les os qui présentent plusieurs centres de croissance bien visibles sur le même élément osseux.

Tous les os des séries médianes et latérales n'étaient pas présents sur tous les toits crâniens observés (N = 101). Le tableau 2 résume les fréquences d'observation de fusion par rapport au nombre de spécimens où l'os en question était présent. Romer (1936) mentionne que certaines fusions (exemple, la fusion des deux os E) sont fonction de l'âge des individus. Étant donné qu'il n'est pas possible actuellement de déterminer l'âge précis des spécimens, la croissance de l'os B a été choisie comme étalon représentatif de la croissance générale des individus. Les dimensions logarithmiques de l'os B (Y 1 et Y 4) ont été utilisées pour deux raisons. Premièrement, l'os B est l'élément du toit crânien le plus souvent préservé sur les spécimens. Deuxièmement, le logarithme de la largeur de l'os B (Y 4) est fortement corrélé avec le logarithme de la longueur totale de l'individu (r = 0,890699 ; N = 24 ; P < 0,001). La longueur de l'os B étant comprise dans la longueur totale de l'individu, j'ai préféré utiliser la largeur de l'os B pour estimer la longueur totale, afin de minimiser les phénomènes de dépendance mathématique et de fausses corrélations. Le logarithme de la longueur totale (Y 0) peut être estimé à partir du logarithme de la largeur de l'os B (Y 4) suivant l'équation de la droite d'estimation :

$$Y\,0 = 1{,}38305 + 0{,}94349\ Y\,4$$

la variance de la pente est égale à 0,01054. Le

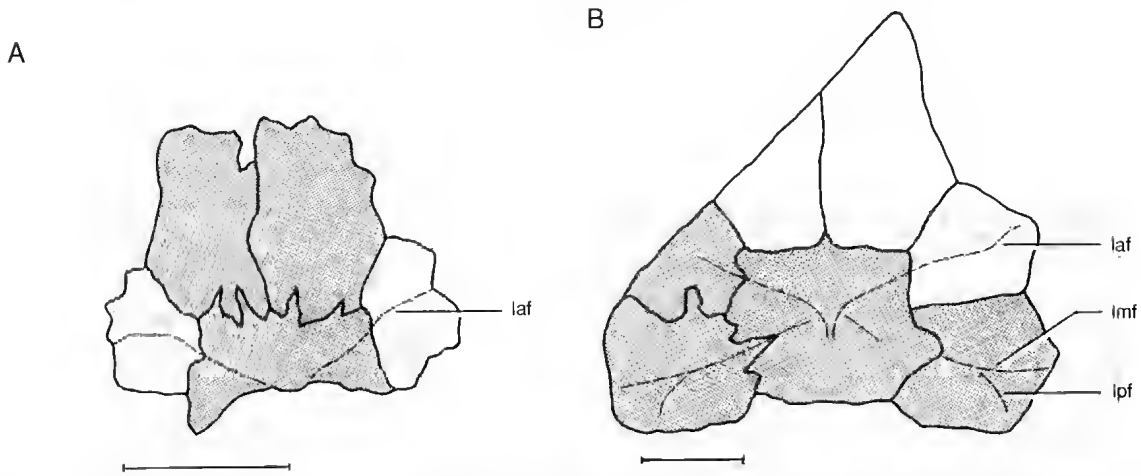


FIG. 7. — Cas représentatifs de concurrences spatiales mineures chez *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, spécimen MHNM 04-24 ; concurrence entre les os C et B. **B**, spécimen ULQ 1423 ; concurrence entre l'os B et les postpariétaux ainsi qu'entre le pariétal et le postpariétal gauches. Le gris indique les os avec concurrence spatiale. Échelles : 5 mm.

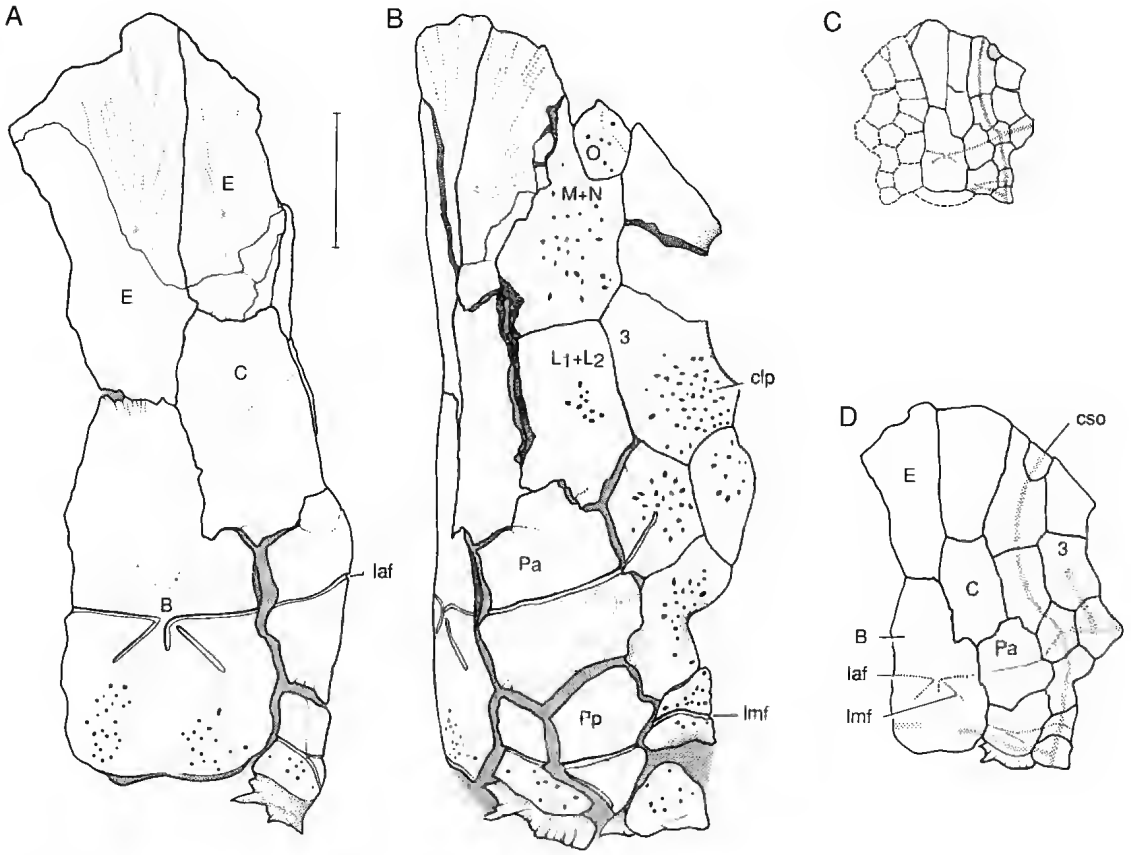


FIG. 8. — Cas représentatif de concurrence spatiale majeure (A, B) Toit crânien de *Scaumenacia curta* (Whiteaves), spécimen BMNH P.60497. **A**, vue dorsale. **B**, vue dorso-latérale. **C**, reconstitution du spécimen BMNH P.60497 tel qu'illustré par Westoll (1949, fig. 6c) ; l'os en gris représente l'os considéré comme étant anamestique par Westoll (1949). **D**, nouvelle reconstitution et interprétation du spécimen BMNH P.60497. Échelle pour A et B : 1 cm.

diagramme de dispersion bilogarithmique de la largeur de l'os B (Y 4) en fonction de la longueur de l'os B (Y 1), pour un échantillon de cinquante et un spécimens, est illustré à la figure 10A. L'ellipse d'équiprobabilité (95 %) a été construite à partir des statistiques pertinentes (vecteur moyen et matrice de covariance de l'échantillon) et de la distribution du T^2 de Hotelling. Les lettres figuratives de la figure 10B correspondent aux spécimens présentant diverses anomalies [concurrences spatiales (a) et fusions (b-g)] et provenant de l'échantillon représenté à la figure 10A. Ces lettres ont été tracées suivant les dimensions des spécimens à l'intérieur de l'ellipse calculée initialement. L'examen de la figure 10B nous informe que les spécimens ayant une anomalie se distribuent le long de la tendance de croissance à partir d'une taille légèrement inférieure à la taille moyenne. Au cours de la croissance, il ne semble pas y avoir d'augmentation progressive du nombre d'individus ayant une des déformations décrites.

Le processus de fusion de deux os adjacents se fait graduellement au niveau de la suture. Les lettres b et c (Fig. 10B) correspondent à deux spécimens (AMNH 11571 et 11573, Fig. 9) présentant des fusions partielles de croissance. D'après l'observation de ces spécimens, il semble que le processus de fusion entre deux os adjacents (E droit avec C droit, C avec C, B avec pariétal droit) débuterait à partir du milieu de la suture. Ce processus peut débuter à différents

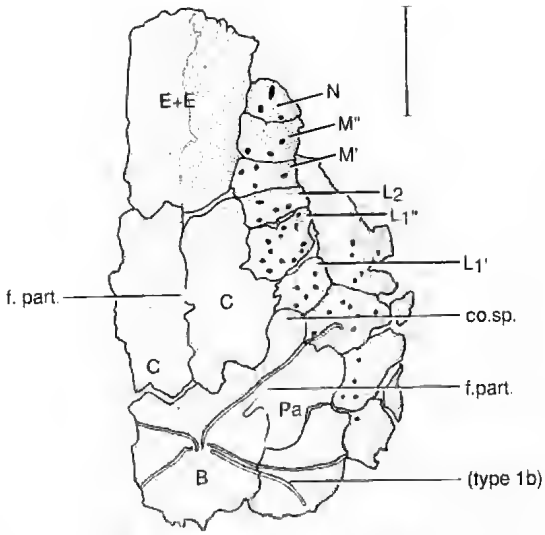


FIG. 9. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; spécimen AMNH 11573. À noter la présence de plusieurs types de variation chez un même individu : fusion des os E, fusion partielle des os C, concurrence spatiale mineure entre le pariétal droit et l'os B, concurrence spatiale majeure entre le pariétal droit et la série d'os latéraux, variation des lignes de fossettes de type 1b. Échelle : 5 mm.

stades de croissance des individus (Fig. 10B).

La fusion de la paire d'os E avait été mentionnée par Romer (1936), et Westoll (1949) a remarqué que sur dix-huit spécimens présentant ces os, deux montraient la fusion des os E. Pour la présente étude, une fréquence un peu plus élevée a été obtenue, soit six fusions pour quarante-deux spécimens [par ex. AMNH 11573 (Fig. 9) ; MHNM 04-63, 04-155]. Ce type de fusion a été rencontré sur des spécimens de taille moyenne (Fig. 10Bd).

Un seul spécimen [MHNM 04-125 (Fig. 10Be)] était caractérisé par une fusion complète de croissance de l'os B. Sur ce spécimen, l'os B est fusionné avec l'os C droit.

Le nombre d'os de la série latérale, antérieurs à l'os L_1, varie de un à six. Malgré la grande variabilité des os de cette série, il est souvent difficile de déterminer s'il s'agit d'une fusion ou d'une concurrence majeure. Westoll (1949 : 145) a présenté des tableaux de fréquences pour les « fusions » des os de la série latérale. Il est préférable d'omettre ces données de la littérature, étant donné que cet auteur semble avoir défini son système de fusions de façon arbitraire ; de plus, j'estime que les exemples de fusions qu'il a illustrés sont erronés. D'après l'échantillon étudié, environ un spécimen sur quatre montre une anomalie dans la région des os L_1 et L_2 (par ex. AMNH 5912, 9845, 11571, 11575). Sur quelques spécimens, la taille et la forme de certains éléments de la série latérale antérieurs à l'os X (principalement les os L_1 et L_2) indiquent qu'il y aurait eu probablement une fusion de croissance survenue tôt dans le développement de l'organisme. La fusion de tous les os latéraux, antérieurs à l'os L_1 ainsi que la fusion de l'os X, font ici l'objet d'une étude détaillée.

La fusion de croissance impliquant tous les os de la série latérale, antérieurs à l'os L_1, est la fusion la plus fréquemment observée (par ex. AMNH 11576, ULQ 1069). Sur les spécimens où la série latérale (gauche ou droite) est préservée entièrement, près du tiers des spécimens est caractérisé par la fusion des os antérieurs à l'os L_1 (Tableau 2). Cette fusion (Fig. 10Bf) a été observée uniquement sur des spécimens plus grands que la moyenne. Du fait que cette fusion implique plusieurs os, il semble raisonnable de l'interpréter comme pouvant être reliée à l'âge des spécimens. Cette observation laisse supposer que les fusions ne se font pas toutes simultanément, mais graduellement au cours de la croissance. La fusion de deux éléments de la série

TABLEAU 2. — Fréquences observées de fusions des os dermiques dans un échantillon de 101 crânes de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Os	Nombre d'os		
	Examinés	Fusionnés	Non-fusionnés
X (droit)	34	1	33
X (gauche)	27	5	22
Latéraux antérieurs à l'os L_1 (droits)	17	7	10
Latéraux antérieurs à l'os L_1 (gauches)	15	4	11
E (paire)	42	6	36
B	90	2	88

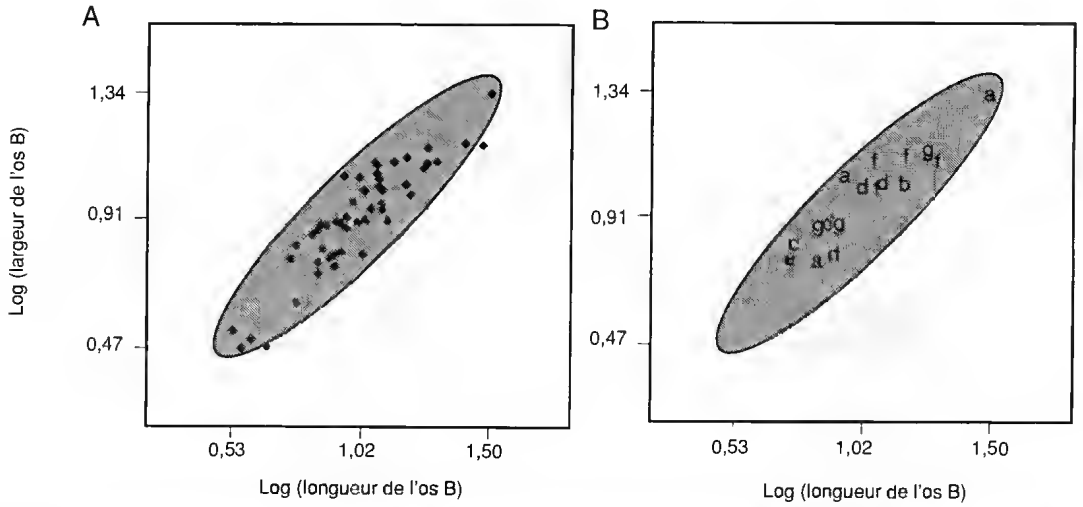


FIG. 10. — **A**, diagramme de dispersion du logarithme de la largeur de l'os B (Y 4) en fonction du logarithme de la longueur de l'os B (Y 1), pour cinquante et un spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **B**, même diagramme où figurent seulement les spécimens présentant des anomalies ; **a**, compétition spatiale ; **b**, fusion partielle entre les os E et C ; **c**, fusion partielle entre les deux os C et entre l'os B et le pariétal droit ; **d**, fusion ontogénétique entre les deux os E ; **e**, fusion ontogénétique entre les os B et C droit ; **f**, fusion de tous les os antérieurs à l'os L1 ; **g**, fusion de l'os X avec les os Y1, L1 ou 3. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

latérale se rencontre fréquemment sur des individus de toutes tailles.

Sur un échantillon de soixante et un spécimens où l'os X était présent, six spécimens montrent la fusion de l'os X avec un os adjacent : quatre avec l'os Y_1 (AMNH 5912, 11571, FMNH 6244, spécimen non numéroté du NMC), un avec l'os L_1 (ULQ 4) et un avec l'os 3 (MHNM 04-34). La proportion observée du nombre de fusions (Tableau 2) pour le côté droit diffère significativement de celle observée pour le côté gauche. L'hypothèse de l'égalité des proportions a été rejetée, au seuil de signification $\alpha = 0,05$, suivant la méthode basée sur l'écart-réduit (Schwartz 1963 : 58) et suivant la méthode basée sur la loi hypergéométrique (Dagnelie 1978). Ainsi la fusion de l'os X gauche serait plus fréquente que la fusion de l'os X droit. La fusion de l'os X a été observée sur des spécimens de taille moyenne et supérieure à la moyenne (Fig. 10Bg). Bien que cette asymétrie soit significative chez *S. curta*, il n'y a aucune mention dans la littérature de phénomènes analogues, tant chez les formes de dipneustes fossiles que chez les récentes.

Les os de la série médiane sont plus souvent préservés que ceux des séries latérales parce que ces os occupent une grande superficie et qu'ils sont rattachés plus solidement à l'endocrâne que les os de petite taille. Ainsi, les os de taille relativement grande résistent plus aux agents taphonomiques. Il est probable que les éléments fusionnés, particulièrement ceux de la série latérale, étaient préservés plus souvent que les os non-fusionnés. Ainsi, le nombre de fusions, surtout pour les petits os, pourrait être surestimé.

Les fusions entre les éléments osseux d'une même série sont plus fréquentes que celles impliquant les os de séries différentes. De plus, les fusions antéro-postérieures semblent plus nombreuses que les fusions latéro-mésiales.

Types de variation des lignes de fossettes

Les variations observées au niveau des lignes de fossettes sont classifiées en trois types majeurs (Tableau 3). Ces types de variations sont établis en fonction de la fréquence d'observation, de l'importance relative et de la nature de la variation. Dans l'échantillon étudié (N = 61), moins de la moitié des spécimens (45,9 %) ont un arrangement des lignes de fossettes dit « normal ».

Type 1. La variation de type 1 se caractérise par

la prolongation de la ligne postérieure de fossettes à partir du postpariétal jusqu'au centre de l'os B, parallèlement au cours de la ligne moyenne. Cette variation est présente soit du côté gauche (type 1a) ou du côté droit [type 1b ; AMNH 11573 (Fig. 9)] soit de façon symétrique (type 1c ; BMNH P.60498). La variation de type 1 caractérise près du quart de l'échantillon (Tableau 3). Westoll (1949) et Jarvik (1968) ont représenté ce type de variation dans leur illustration de *S. curta*.

Type 2. Le second type (Tableau 3) regroupe un ensemble de variations où le parcours des lignes de fossettes est fortement asymétrique (Fig. 11 ; LTC 17, ULQ 15, RM 14772b, MHNM 04-171). Westoll (1949) a décrit une variation dans le parcours des lignes antérieures et postérieures du côté droit correspondant au type 2. La répartition des lignes de fossettes sur l'os B du spécimen LTC 17 (Fig. 11A) présente une forte asymétrie et seule une partie des lignes antérieure et moyenne du côté gauche peut être identifiée. Sur le spécimen ULQ 15 (Fig. 11B), la ligne postérieure gauche est absente alors qu'une courte ligne est présente antérieurement à la ligne de fossettes gauche. La ligne moyenne des fossettes droite ne passe pas sur l'os B et la ligne antérieure droite s'incurve vers la ligne moyenne gauche (Fig. 11C ; RM 14772b). Les lignes antérieure et moyenne du côté droit du spécimen MHNM 04-171 (Fig. 11D) sont en contact et la ligne antérieure gauche suit partiellement le trajet de la ligne moyenne droite sur l'os B.

Type 3. Le type de variation dit de type 3 comprend plusieurs variations qui ne sont pour la plupart ni répétitives ni fortement asymétriques. Les spécimens observés présentent les variations suivantes : (1) la ligne antérieure de fossettes gauche est discontinue entre l'os B et le pariétal ; (2) la ligne antérieure de fossettes est dédoublée du côté droit ; (3) les lignes antérieures de fossettes sont discontinues sur l'os B ; (4) la ligne moyenne de fossettes à droite est discontinue entre l'os B et le postpariétal (ULQ 1423a ; Fig. 7B) ; (5) il y a des ramifications à partir de la ligne moyenne de fossettes sur le côté gauche (BMNH P.5486 ; Fig. 5B) ; (6) la ligne moyenne de fossettes est absente soit du côté droit, soit du côté gauche (BMNH P.60497 ; Fig. 8A) ou des deux côtés (RMS.G. 1897.51.174) ; (7) les lignes moyennes de fossettes sont prolongées médio-postérieurement sur l'os B ; (8) les deux homologues bilatéraux des lignes antérieures (BMNH P.6788, P.5486 ; Fig. 5A-B) et moyennes ont un point d'intersection unique ; (9) il y a des ramifications à partir de la ligne postérieure de fossettes sur le côté gauche ou droit (BMNH P.60540).

Variations morphométriques des os

Avant de commencer la description des variations morphométriques de *Scaumenacia*, je ne peux passer sous silence le travail classique de Olson (1951) sur la croissance et la variation de *Diplocaulus* (Amphibien du Permien des États-Unis). Olson a su interpréter certaines tendances majeures de variations pour des espèces fossiles, à partir de méthodes statistiques bidimensionnelles. Ultérieurement, Jolicœur & Mosimann (1960) et Jolicœur (1963a, b) ont montré comment la méthode des composantes principales permettait aux morphologistes de décomposer la variation morphométrique de manière quantitative, et de séparer la variation de la taille de celle de la forme. La variation de la taille de plusieurs structures intégrées reflète principalement la composition d'âge de l'échantillon. Je considère que les variations de forme pure et de forme reliée à la taille (allométrie) constituent la variation morphométrique caractéristique d'un groupe d'organismes. Étant donné que la forme d'un organisme est le résultat de son développement ontogénétique qui est régi par des facteurs intrinsèques, la variation de forme rencontrée au sein d'un groupe d'organismes reflétera l'intégration de ces processus et la stabilité du phénotype (voire du génotype) de ce groupe. Chez *Scaumenacia*, j'analyserai de manière quantitative les variations correspondant à la croissance différentielle, à la concurrence spatiale et aux fluctuations de la symétrie bilatérale.

Croissance relative

L'une des sources de variations morphométriques correspond aux changements de proportions de la forme reliée à la taille, pour diverses structures d'un organisme au cours de sa croissance ; il s'agit de la croissance relative ou allométrie. Certains auteurs, tels Huxley (1932), Hersh

TABLEAU 3. — Fréquences observées des trois types de variation au niveau des lignes de fossettes. Le **type 1** correspond à la prolongation de la ligne de fossettes postérieure à partir de l'os B ; type **1a** : du côté gauche ; type **1b** : du côté droit ; type **1c** : symétrique. Le **type 2** dénote les parcours des lignes de fossettes fortement asymétriques. Le **type 3** correspond à diverses anomalies mineures dans le parcours des lignes de fossettes.

Type	Fréquence	Pourcentage
Normal	28	45,9
Type 1a	6	9,8
Type 1b	6	9,8
Type 1c	2	3,3
	14	22,9
Type 2	10	16,4
Type 3	9	14,8
Total	61	100 %

(1934), Phleger (1940), Gray (1946), Westoll (1950), Olson (1951) et Olson & Miller (1951) ont fortement contribué à introduire une approche quantitative dans les études de croissance en paléontologie des vertébrés. Peu d'auteurs ont étudié l'allométrie en paléoichthyologie. En ce qui concerne les poissons du Dévonien, Thomson & Hahn (1968) et Schultze (1984) ont analysé la croissance d'*Eusthenopteron foordi* (ostéolépiforme de la Formation d'Escuminac), Werdelin & Long (1986) celle de *Bothriolepis canadensis* (antiarche de la Formation d'Escuminac), et White (1973) celle de *Rhinopteraspis crouchi* (hétérostracé du Groupe de Ditton, Angleterre).

Croissance relative de l'os B. Certains indices morphométriques sont utilisés lors de descriptions de matériel paléontologique appartenant à divers groupes taxonomiques dont les Anaspida, Pteraspidida, Dipnoi, Osteolepiformes et Amphibia. L'importance relative de l'os B par rapport à la longueur comprise entre la marge antérieure du museau et la marge postérieure de l'os B est souvent utilisée comme indice morphométrique ou taxonomique pour les espèces de Dipnoi. Certains paléontologues, après avoir insisté sur la forte variabilité intraspécifique des dipneustes, utilisent la valeur d'un quotient de mesures prises sur l'holotype pour caractériser une espèce. Cette méthode néglige inévitablement la variation intraspécifique. Olson & Miller (1951) ont noté qu'il est préférable de décrire par une droite d'estimation une relation entre deux variables morphométriques dont l'une est un quotient, plutôt que d'utiliser seulement un quotient moyen, surtout lorsque les espèces étudiées appartiennent à des groupes d'organismes à croissance illimitée.

Afin de juger les difficultés d'application du rapport classique utilisé pour les dipneustes, j'analyserai les relations entre les variables X 1 (longueur médiane de l'os B), X 9 (longueur médiane de l'os C gauche) et X 19 (longueur médiane de l'os E gauche) mesurées sur un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta*. L'addition des variables X 9 et X 19 correspond à la longueur médiane du toit crânien antérieurement à l'os B. Le tableau 4 donne les statistiques relatives aux variables brutes et aux variables transformées en logarithmes ainsi que les valeurs de χ^2 obtenue pour les épreuves de normalité à l'aide de g_1 et g_2 conjointement. Pour les variables X 1, X 9, X 19 et (X 9 + X 19), les coefficients de corrélation sont tous positifs et diffèrent tous de façon significative de zéro ($P < 0{,}001$). Les valeurs des coefficients de variation sont très élevées, particulièrement celle relative à l'os B (C.V. = 49,04 %). Ces valeurs élevées des coefficients de variation reflètent principalement la variation de la taille plutôt que la variation de la forme. La transformation logarithmique a rendu les distributions normales (Tableau 4), sans pour autant changer l'importance relative de la variation puisque l'ordre de grandeur des écarts-types calculés à partir des variables logarithmiques est sensiblement égal à l'ordre de grandeur des coefficients de variation calculés pour les variables non-transformées. Les coefficients de corrélation pour les variables logarithmiques demeurent tous significativement différents de zéro ($P < 0{,}001$).

Selon Cousin (1974), les quotients ou indices morphométriques seraient l'un des meilleurs outils pour décrire les formes spécifiques et différencier divers groupes taxonomiques. Cependant, l'utilisation de quotients en biologie est fortement controversée pour des considéra-

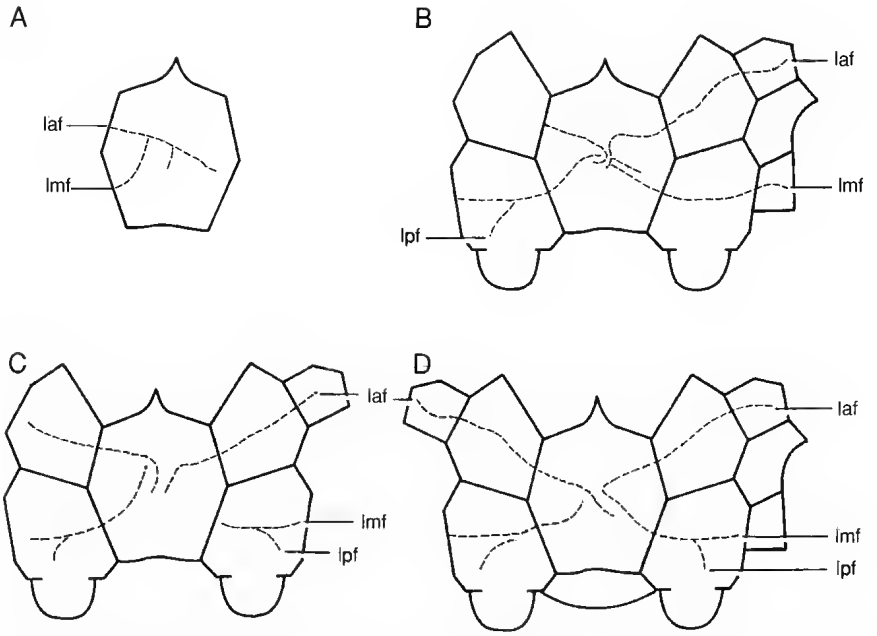


FIG. 11. — Exemples du second type de variation dans le parcours des lignes de fossettes représentés sur une reconstitution schématisée du crâne de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, spécimen LTC 17. **B**, spécimen ULQ 15. **C**, spécimen RM 14772b. **D**, spécimen MHNM 04-171.

tions d'ordre statistique (Atchley *et al.* 1976 ; Hills 1978 ; Albrecht 1978 ; Dodson 1978). Ainsi, pour l'étude de la croissance relative de la longueur de l'os B (X 1), l'analyse sera effectuée non pas avec le quotient en question, mais par l'intermédiaire des variables Y 1 et Log (X 9 + X 19). Afin de conserver la signification morphologique des variables morphométriques, je préfère utiliser la variable Log (X 9 + X 19) plutôt que la variable (Y 9 + Y 19), qui elle correspond au logarithme du produit des variables X 9 et X 19.

Le diagramme de dispersion bilogarithmique (Fig. 12) représente la relation entre le logarithme de la longueur médiane du crâne antérieurement à l'os B et le logarithme de la longueur de l'os B, pour l'échantillon étudié (N = 30). L'examen de la figure 12 indique que l'ellipse d'égale probabilité est traversée obliquement par la droite d'isométrie

[Log (X 9 + X 19) = 0,29938 + Y 1], de façon telle qu'il semble y avoir une relation d'allométrie négative entre les deux variables représentées. Cette hypothèse a été confirmée par le rejet de l'hypothèse d'isométrie selon la méthode des trois pentes ($P < 0,01$). Ainsi, pour *Scaumenacia*, l'os B croît plus rapidement que les os C et E conjointement, ceci sur l'axe médian du crâne. Cette conclusion implique que la longueur relative de l'os B, souvent utilisée comme caractère taxonomique, est différente pour des individus de tailles différentes. Dans l'échantillon analysé ici, la valeur moyenne de l'indice est égale à 0,33578 et cette valeur est égale à 0,31875 pour le plus petit spécimen et à 0,61802 pour le plus grand spécimen. Pour ce qui est de l'ensemble de tout notre matériel, la plus forte valeur de l'indice (0,95343) a été observée sur le spécimen ULQ 907a (Fig. 13), qui est de type exceptionnel (« *outlier* ») du point de vue morphométrique, même s'il possède les caractéristiques morphologiques de l'espèce.

La croissance allométrique des os B et E a été mentionnée pour une autre espèce de Dipnoi (*Megapleuron zangerli*) par Schultze (1977). Cet auteur détermine ce type de relation en comparant les rapports de longueurs de ces os pour des spécimens de tailles différentes. Lehman (1959)

TABLEAU 4. — Statistiques pour les variables **X 1** (longueur médiane de l'os B), **X 9** (longueur médiane de l'os C gauche), **X 19** (longueur médiane de l'os E gauche) et (**X 9** + **X 19**) non-transformées et transformées en logarithmiques, pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). ** : P < 0.01

	Os B	Os C	Os E	
	X 1	**X 9**	**X 19**	**X 9 + X 19**
Moyennes	12,61467	9,70933	14,25033	23,95967
Écart-types	6,18656	3,37202	4,82413	7,92679
C.V. (%)	49,04	34,73	33,85	33,08
χ^2 pour g_1 et g_2 conjointement	1,88727**	49,97027**	12,87589**	28,27677**

	Matrice de corrélation			
	X 1	**X 9**	**X 19**	**X 9 + X 19**
X 1	–	0,76029	0,87831	0,85795
X 9	–	–	0,86651	–

	Os B	Os C	Os E	
	Y 1	**Y 9**	**Y 19**	**Log (X9 + X19)**
Moyennes	1,06042	0,96641	1,13267	1,35980
Écart-types	0,18294	0,13138	0,13422	0,12892
χ^2 pour g_1 et g_2 conjointement	2,60044	4,67403	2,42999	2,76001

	Matrice de corrélation			
	Y 1	**Y 9**	**Y 19**	**Log (X 9 + X19)**
Y 1	–	0,74535	0,89847	0,86710
Y 9	–	–	0,85970	–

mentionne que la longueur du museau de *Soederberghia groenlandica* croît plus rapidement que la longueur de la partie postorbitaire du toit crânien.

Croissance en largeur du pariétal et des os B et C. Il est avantageux d'analyser de façon intégrée la croissance des os du toit crânien de *S. curta*, puisque ces éléments osseux forment un tout et croissent en interrelation les uns avec les autres. Les relations entre les largeurs des os de la paire d'os C (X 14 et X 15), de l'os B (X 4) et des homologues bilatéraux des pariétaux (X 27 et X 28) et les tendances de variations de ces dimensions seront étudiées en soumettant la matrice de covariance des variables transformées en logarithmes (Tableau 5) à l'analyse des composantes principales. La nature et l'importance des tendances de variations seront interprétées à partir des valeurs des cosinus directeurs (Tableau 6) et des grandeurs des variances des composantes.

Les cosinus directeurs du premier axe principal

(l'axe majeur) sont tous positifs (Tableau 6) ; les valeurs des cosinus directeurs des variables Y 4, Y 14 et Y 15 sont pratiquement égales entre elles, mais diffèrent des valeurs pour les variables Y 27 et Y 28. D'après Jolicœur & Mosimann (1960) et Jolicœur (1963a, b), lorsque les cosinus directeurs de l'axe majeur sont tous positifs, cette condition reflète une augmentation (ou diminution) simultanée de tous les caractères. De plus, ces auteurs interprètent la première composante principale comme étant la composante de variation relative à la taille.

Le vecteur des cosinus directeurs de l'axe majeur a été comparé au vecteur hypothétique d'isométrie égal à [0,44721 ; 0,44721 ; 0,44721 ; 0,44721 ; 0,44721]. Dans le cas des dimensions de largeurs du pariétal et des os B et C pour un échantillon de trente spécimens de *S. curta*, l'hypothèse d'isométrie donne une valeur de χ^2 égale à 21,16526 avec (p – 1) = 4 degrés de liberté. L'hypothèse d'isométrie a été rejetée au seuil de signification

$\alpha = 0{,}005$ ($\chi^2_{(0{,}995\,;\,4)} = 14{,}860$) ; donc pour le pariétal et les os B et C, il y a des changements significatifs de forme liés à la taille. Les valeurs des cosinus directeurs des variables Y 27 et Y 28 étant supérieurs à celles des cosinus directeurs des variables Y 4, Y 14 et Y 15, il semble y avoir une relation d'allométrie entre les pariétaux et les os B et C. Nous ne pouvons pas éprouver a priori une seconde hypothèse pour les cosinus directeurs de l'axe majeur. Toutefois, l'analyse bidimensionnelle des variables logarithmiques, par la méthode des trois pentes, permettra de préciser les relations allométriques bidimensionnelles. Pour les relations entre Y 4 et Y 27, Y 4 et Y 28, Y 14 et Y 27 ainsi que Y 15 et Y 28, les intervalles de confiance des pentes des trois droites d'estimations couvrent tous des valeurs supérieures à la valeur hypothétique 1 (l'hypothèse d'isométrie Ho) au seuil de signification $\alpha = 0{,}05$. L'hypothèse d'isométrie est donc rejetée pour chacune de ces relations. De plus, cette hypothèse a été rejetée au seuil de signification $\alpha = 0{,}01$ pour les relations entre les variables Y 14 et Y 27, et Y 15 et Y 28. L'analyse multidimensionnelle a permis de détecter globalement l'allométrie, tandis que l'analyse bidimensionnelle a permis de décrire des relations spécifiques.

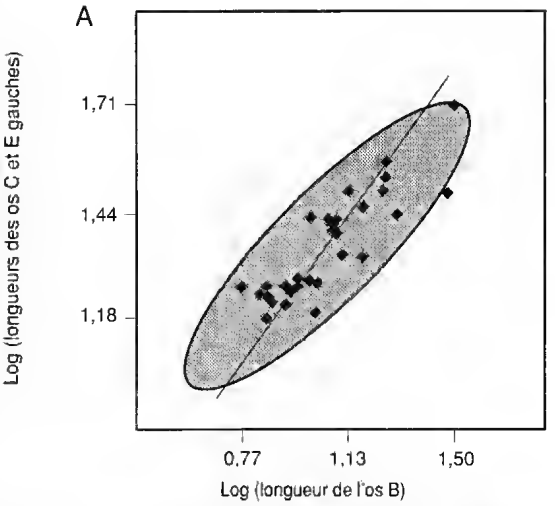


FIG. 12. — Diagramme de dispersion du logarithme de la longueur médiane du crâne antérieure à l'os B [Log (X 9 + X 19)] en fonction du logarithme de la longueur de l'os B (Y 1), pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). La droite de régression correspond à la droite d'isométrie. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

D'après la généralisation de l'équation d'allométrie multidimensionnelle formulée par Jolicœur (1963a, b), dans le cas des variables étudiées, l'équation s'écrit :

$$\frac{X\,4^{1/0{,}39009}}{9{,}35978} = \frac{X\,14^{1/0{,}40302}}{6{,}55043} = \frac{X\,15^{1/0{,}40624}}{6{,}52343} = \frac{X\,27^{1/0{,}49919}}{5{,}89199} = \frac{X\,28^{1/0{,}52075}}{5{,}67732}$$

Afin de visualiser les effets d'une croissance différentielle multidimensionnelle, les spécimens correspondant aux deux valeurs extrêmes du diagramme de dispersion bilogarithmique de la relation entre les variables Y 14 et Y 27 (Fig. 14) sont représentés. Le plus petit spécimen de l'échantillon (MHNM 04-11) est représenté à la figure 14A, tandis que le plus grand spécimen (ULQ 256) est représenté à la figure 14B. Les spécimens ont été dessinés de façon à obtenir la même longueur médiane de l'os B, les échelles permettant d'évaluer la grandeur réelle des spécimens.

Ainsi, 95,95 % de la variation totale provient de la variation de taille pour cet échantillon, la variation de forme ne comptant que très peu

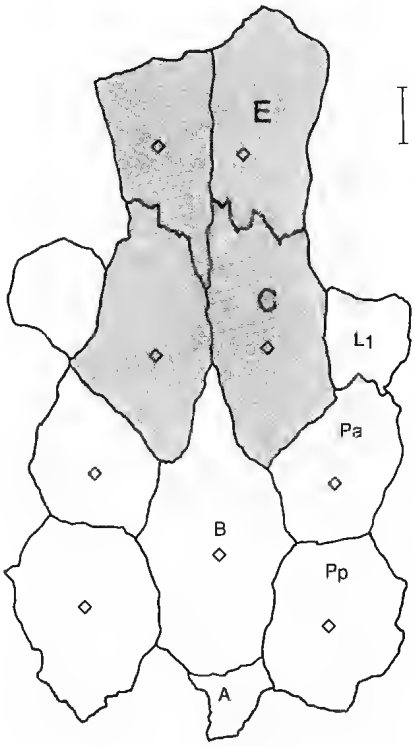


FIG. 13. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves) : toit crânien en vue interne du spécimen ULQ 907a, un individu exceptionnel (« *outlier* ») avec la localisation des centres de croissance des os (losanges). À remarquer le phénomène de fluctuation de la symétrie bilatérale entre les os E et C. Échelle : 5 mm.

pour cet ensemble de variables. Les cosinus directeurs du deuxième axe sont positifs pour les os B et C et négatifs pour les pariétaux. Cette composante met en relief la variation résultant de la différence entre les deux os de la série médiane centrale et l'os de la série médiane latérale. Les valeurs des cosinus des dimensions d'homologues bilatéraux diffèrent légèrement. Cette composante semble refléter une faible asymétrie entre le côté droit et le côté gauche, provoquée par la concurrence spatiale entre les os C et entre l'os B et les pariétaux ; toutefois, ceci ne représente que 2,05 % de la variation totale. Pour les trois dernières composantes, les cosinus des homologues bilatéraux sont affectés de signes différents. À part cette observation, nous ne pouvons pas tirer d'autres informations des composantes des derniers axes principaux.

Symétrie bilatérale

Bien que la morphologie du squelette des vertébrés soit généralement symétrique de part et d'autre d'un plan sagittal, chaque individu présente habituellement des variations, d'ordre aléatoire ou non. La variation causée par la fluctuation de la symétrie bilatérale a été étudiée chez les vertébrés inférieurs actuels (par ex. Hubbs & Hubbs 1945) et les vertébrés supérieurs fossiles et actuels (Van Valen 1962 ; Jolicœur 1963b). La symétrie bilatérale n'a pas encore été considérée chez les vertébrés inférieurs fossiles.

Les mesures de longueurs droites et gauches des os de la série médiane centrale (B, C et E) ont pu être prises sur un échantillon de vingt-six spécimens de *S. curta*. Les statistiques pour les dimensions de l'os B (Y 6 et Y 7), des os C (Y 9 et Y 10) et des os E (Y 19 et 20) sont données au tableau 7.

D'après l'observation du vecteur moyen, l'os B et les os E sont relativement symétriques de part et d'autre du plan médian du crâne, tandis que l'os C gauche semble plus court en moyenne que l'os C droit. Tous les coefficients de corrélation sont significativement différents de zéro. Pour les os B et E, les coefficients de corrélation des homologues bilatéraux sont relativement égaux, contrairement à ceux calculés pour l'os C. La longueur de l'os C droit est la moins fortement corrélée avec toutes les autres dimensions. Les deux longueurs de l'os B sont plus fortement corrélées avec celles des os E qu'avec celles des os C. Les diagrammes de dispersion bilogarithmiques de la figure 15A-C représentent le côté droit en fonction du côté gauche, pour les trois os différents étudiés. Sur chacun des diagrammes, l'échantillon (N = 26) a été circonscrit par une ellipse d'équiprobabilité (95 %), et une droite de symétrie correspondant à l'équation Yi = Yj a été tracée. Pour chacun des diagrammes, on dénombre approximativement le même nombre de points de part et d'autre de la droite de symétrie. L'axe majeur de l'ellipse, pour la relation entre les longueurs droite et gauche (X 6 et X 7) de l'os B, semble faire un angle avec la droite de symétrie. Cette relation à tendance allométrique semble être un phénomène dû au hasard, puisqu'elle n'est pas significative pour un effectif plus grand (quarante-neuf spécimens présentant les

TABLEAU 5. — Vecteur moyen et matrice de covariance pour les logarithmes des largeurs des os B (**Y 4**), C (**Y 14** et **Y 15**) et pariétaux (**Y 27** et **Y 28**), pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Vecteurs des moyennes				
Os B	**Os C**		**Pariétaux**	
Y 4	**Y 14**	**Y 15**	**Y 27**	**Y 28**
0,971266	0,816270	0,814476	0,770262	0,754143

Matrice de covariance					
	Y 4	**Y 14**	**Y 15**	**Y 27**	**Y 28**
Y 4	0,028474	0,028213	0,028733	0,033859	0,035572
Y 14	–	0,030380	0,029405	0,035177	0,036730
Y 15	–	–	0,030911	0,035646	0,036575
Y 27	–	–	–	0,045958	0,046525
Y 28	–	–	–	–	0,050153

mesures X 6 et X 7). En moyenne, les données respectent la condition de symétrie bilatérale, mais avec une variation inégale selon les paires de mesures bilatérales.

Le vecteur moyen et les matrices de covariance et de corrélation des différences d'homologues bilatéraux (Y côté droit - Y côté gauche) pour le même échantillon (N = 26) sont donnés au tableau 8. Les hypothèses de nullité des moyennes des différences bilatérales ont été éprouvées à l'aide du *t* de Student ; les trois moyennes ne diffèrent pas significativement de zéro (P > 0,05) et la valeur relative aux os C est légèrement supérieure à celles calculées pour les deux autres différences. Il y a une faible corrélation positive non significative entre la différence bilatérale pour l'os B (Y 7 - Y 6) et celle pour les os C (Y 10 - Y 9), la valeur se trouvant à la limite de la région d'acceptation au seuil de signification $\alpha = 0,05$. Toutefois, il y a une forte corrélation négative significative entre la différence bilatérale des os E et la différence bilatérale des os C ($r = -0,77490$; $P < 0,001$). Les diagrammes de dispersion (Fig. 16A-C) représentent les différences d'homologues bilatéraux prises deux à deux ; les axes de différences nulles sont représentés afin de localiser rapidement le type de relation entre les variables. L'échantillon (N = 26) a

TABLEAU 6. — Matrice des cosinus directeurs de la matrice de covariance des logarithmes des largeurs des os B (**Y 4**) et C (**Y 14** et **Y 15**), et des pariétaux (**Y 27** et **Y 28**) pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

	Os B	**Os C**		**Pariétaux**	
Axes	**Y 4**	**Y 14**	**Y 15**	**Y 27**	**Y 28**
1er	0,39009	0,40302	0,40624	0,49919	0,52075
2e	0,40694	0,35252	0,47942	- 0,40963	- 0,55900
3e	- 0,27677	- 0,24040	0,36333	0,67056	- 0,53286
4e	- 0,49748	0,80757	- 0,25830	0,10429	- 0,15082
5e	0,59845	0,05772	- 0,63749	0,34997	- 0,33114

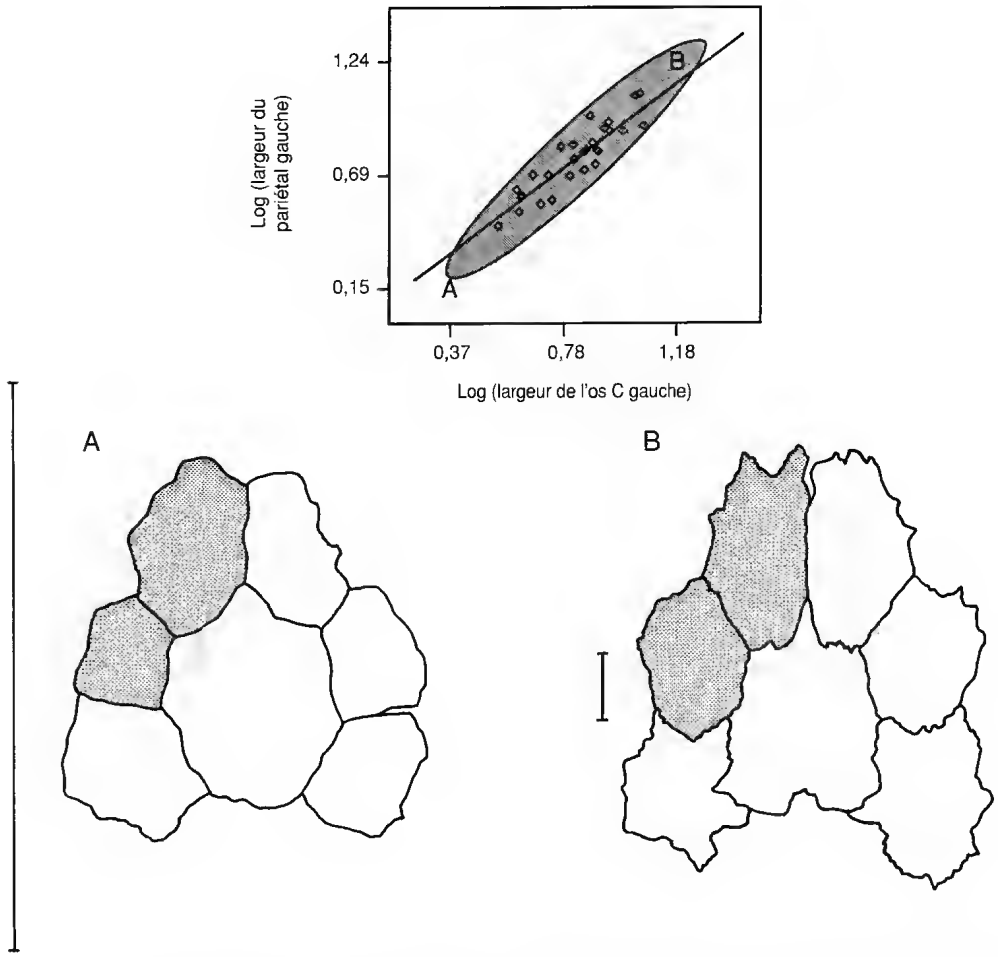


FIG. 14. — Diagramme de dispersion du logarithme de la largeur du pariétal gauche (Y 27) en fonction de la largeur de l'os C gauche (Y 14), pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, dessin d'une partie du toit crânien en vue interne du spécimen MHNM 04-11, lettre figurative A sur le diagramme. **B**, dessin d'une partie du toit crânien du spécimen ULQ 256, lettre figurative B sur le diagramme. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale. Échelles : 1 cm.

été circonscrit par une ellipse d'équiprobabilité (95 %). La corrélation négative entre la différence bilatérale des os E (Y 20 - Y 19) et la différence bilatérale des os C (Y 10 - Y 9) indique que lorsque l'os C droit est plus long que l'os C gauche, l'os E droit tend à être plus court que l'os E gauche et inversement (Fig. 16A). Ceci suggère qu'il y a un phénomène de concurrence entre les os C et E d'un même côté, sinon un phénomène de compensation. Ce phénomène n'est pas exprimé entre les os E et B (Fig. 16B), ni entre les os C et B (Fig. 16C).

La matrice de covariance des variables transformées en logarithmes (Tableau 7) a été soumise à l'analyse des composantes principales. Les cosinus directeurs des axes principaux et les grandeurs des variances sont donnés aux tableaux 9 et 10.

Les cosinus directeurs de l'axe majeur étant tous positifs, ils correspondent à une augmentation (ou une diminution) simultanée de toutes les longueurs des os de la série médiane centrale. L'hypothèse d'isométrie de la première composante principale a été acceptée (χ^2 = 4,65707 ; υ = 5 ; P > 0,05). La variation de taille de cet échantillon (N = 26) compte pour 86,02 % de la variation totale.

TABLEAU 7. — Statistiques pour l'os B (**Y 6** et **Y 7**), la paire d'os C (**Y 9** et **Y 10**) et la paire d'os E (**Y 19** et **Y 20**) pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Vecteurs des moyennes					
Os B		Os C		Os E	
Y 6	Y 7	Y 9	Y 10	Y 19	Y 20
0,98513	0,98569	0,98051	0,96522	1,15065	1,15493

Matrice de covariance						
	Y 6	Y 7	Y 9	Y 10	Y 19	Y 20
Y 6	0,024936	0,022627	0,018207	0,014716	0,019052	0,020781
Y 7	–	0,21281	0,016911	0,014344	0,017937	0,019392
Y 9	–	–	0,018453	0,015201	0,015598	0,017502
Y 10	–	–	–	0,020510	0,014282	0,012589
Y 19	–	–	–	–	0,018129	0,018731
Y 20	–	–	–	–	–	0,021850

Matrice de corrélation						
	Y 6	Y 7	Y 9	Y 10	Y 19	Y 20
Y 6	–	0,98227	0,84877	0,65072	0,89608	0,89027
Y 7	–	–	0,85336	0,68656	0,91322	0,89931
Y 9	–	–	–	0,78137	0,85279	0,87161
Y 10	–	–	–	–	0,74066	0,59465
Y 19	–	–	–	–	–	0,94111

La deuxième composante principale, comptant pour 8,24 % de la variation totale, exprime la tendance de variation de forme qui met en relief que les longueurs des os C seraient corrélées négativement aux longueurs des os E et B. Pour les axes 2, 3 et 4 les valeurs des cosinus directeurs sont relativement égales pour les dimensions de l'os B, mais varient fortement pour les dimensions bilatérales des os C et un peu moins pour les os E. Ces trois composantes représentent principalement la variation de forme (13,38 % de la variation totale) causée par la variabilité des os C et un peu des os E. Les deux dernières composantes correspondent à la variation causée par la fluctuation de la symétrie bilatérale.

Le spécimen ULQ 907a illustré à la figure 13 et représenté par le point figuratif foncé des figures 15 et 16 contribue fortement à la variation de la forme. Les sutures entre les os E et C sont déformées et déplacées, principalement la suture du côté droit qui se retrouve dans une position antérieure à sa position normale. Le centre de croissance de l'os E droit est légèrement déplacé médio-postérieurement, mais il ne semble pas être à l'origine de cette déformation. Il s'agit d'un exemple de concurrence spatiale entre les os E et C, déterminé de façon qualitative et quantitative.

DISCUSSION

COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ESPÈCES

Plusieurs caractères morphologiques paraissent plus stables chez *Scaumenacia curta* que chez

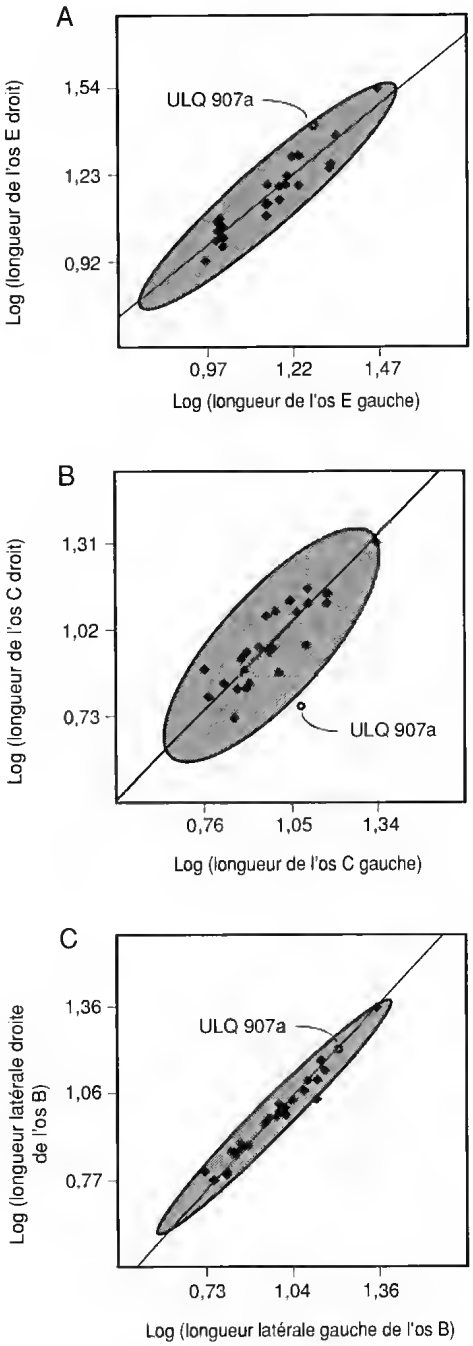


FIG. 15. — Diagrammes de dispersion du côté droit en fonction du côté gauche pour les os E (**A**), C (**B**) et B (**C**), pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; le cercle figuratif correspond au spécimen ULQ 907a (Fig. 13). Les droites de régression correspondent aux droites d'isométrie. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

d'autres espèces plus primitives de dipneustes appartenant principalement aux Dipnorhynchidae, Dipteridae, Chirodipteridae et Rhynchodipteridae. D'autre part, la variabilité de certaines structures crâniennes semble s'expliquer si on compare ces structures avec celles d'autres espèces plus primitives et plus dérivées. *Scaumenacia curta* sera principalement comparée avec d'autres espèces de dipneustes dévoniennes et carbonifères.

Comparaisons du patron de stabilité

La partie osseuse de la région rostrale de *S. curta* étant formée principalement d'une paire d'os E, elle semble relativement plus stable que chez d'autres espèces où cette région est composée de plusieurs éléments osseux. La variabilité dans le nombre et la forme des éléments rostraux s'observe non seulement chez les dipneustes [par ex. *Dipnorhynchus sussmilchi*, *D. kurikae*, *D. kiandrensis*, *Speonesydrion iani*, *S. lehmanni*, *Uranolophus wyomingensis*, *Stomiahykus thlaodus*, *Soederberghia groenlandica*, *S.* sp. (Campbell & Bell 1982), *Dipterus valenciennesi* et *Sagenodus*], mais aussi chez les Actinistia (par ex. *Miguashaia*), Osteolepiformes (par ex. *Eusthenodon*, *Eusthenopteron*, *Osteolepis*), Elpistostegalia (*Panderichthys*) et Porolepiformes (par ex. *Porolepis*, *Glyptolepis*, *Holoptychius*). La mosaïque osseuse formant le museau est un caractère plésiomorphe pour les Sarcopterygii (Schultze 1987). Il est à noter que la mosaïque rostrale observée chez les Acipenseridae (Actinopterygii) est un caractère apomorphe, puisque chez les formes primitives d'Actinopterygii (par ex. *Cheirolepis*, *Mimia*, *Moythomasia*), le museau est formé principalement d'une paire de prémaxillaires, d'un rostral médian et d'une paire de « nasaux » [terme utilisé par la majorité des auteurs ; voir Gardiner (1984)].

Chez *Dipterus valenciennesi*, le museau semble de prime abord plus stable que chez *S. curta* ; cependant, les os de la région rostrale perdent leur individualité superficielle puisqu'ils sont recouverts d'une couche de cosmine. D'après Lehman (1966), le museau de *Dipterus* serait formé d'un revêtement continu résultant de la fusion des couches histologiques superficielles. Chez certains spécimens de *D. valenciennesi* ayant perdu

TABLEAU 8. — Statistiques des différences bilatérales pour l'os B (**Y 7 - Y 6**) et les paires d'os C (**Y 10 - Y 9**) et E (**Y 20 - Y 19**) pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Vecteurs des moyennes		
Os B	**Os C**	**Os E**
Y 7 - Y 6	**Y 10 - Y 9**	**Y 20 - Y 19**
- 0,00056054	0,01528926	- 0,00428112

Matrice de covariance			
	Y 7 - Y 6	**Y 10 - Y 9**	**Y 20 - Y 19**
Y 7 - Y 6	0,000961482	0,000923321	- 0,000273400
Y10 - Y 9	–	0,008561168	- 0,003597650
Y 20 - Y 19	–	–	0,002517744

Matrice de corrélation			
	Y 7 - Y 6	**Y 10 - Y 9**	**Y 20 - Y 19**
Y 7 - Y 6	–	0,321821827	- 0,175720623
Y 10 - Y 9	–	–	- 0,774901768

la couche superficielle d'émail lors de la fossilisation, une multitude d'éléments osseux variables forment la région entre les os E et le museau osseux. Chez *Phanerophleuron*, la partie antérieure osseuse du crâne est formée d'une paire d'os E, et il semble que la fusion de ces éléments soit fréquente (Romer 1936 ; Westoll 1949) ; phénomène également observé chez *Scaumenacia* et *Fleurantia* (Cloutier 1996). La présence d'un seul os E (*Asiatoceratodus*, *Beltanodus*, *Ceratodus formosus*, *Gnathorhiza*, *Megapleuron*, *Microceratodus*, *Paraceratodus*, *Ptychoceratodus*) est un caractère apomorphe ; toutefois, la présence d'un caractère polymorphique (un ou deux os E), tel ce qui est retrouvé chez *Scaumenacia*, *Fleurantia*, *Howidipterus* et *Phanerophleuron andersoni*, peut indiquer un état transitoire entre la condition plésiomorphe (deux os E) et la condition apomorphe (un os E).

TABLEAU 9. — Matrice des cosinus directeurs de la matrice de covariance des logarithmes des longueurs des os B (**Y 6** et **Y 7**), C (**Y 9** et **Y 10**) et E (**Y 19** et **Y 20**) pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

	Os B		**Os C**		**Os E**	
Axes	Y 6	Y 7	Y 9	Y 10	Y 19	Y 20
1er	0,46111	0,43045	0,38627	0,34208	0,39496	0,42413
2e	0,27329	- 0,19181	0,17403	0,86609	- 0,04202	-0,32612
3e	- 0,52621	- 0,44082	0,39904	- 0,12487	- 0,60547	0,55339
4e	- 0,16892	- 0,01560	0,73854	- 0,18186	0,10429	- 0,16158
5e	0,34477	- 0,46797	0,24173	- 0,19997	0,56959	- 0,48917
6e	- 0,53701	0,60363	0,23959	- 0,21027	0,32173	- 0,37699

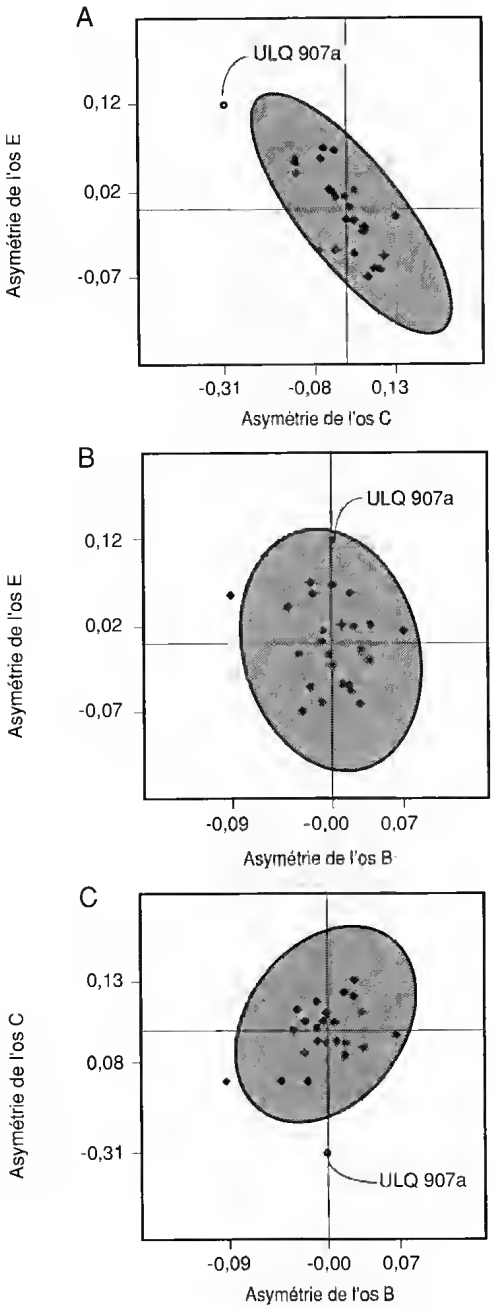


FIG. 16. — Diagrammes de dispersion des différences de mesures d'homologues bilatéraux prises deux à deux, pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; le cercle figuratif correspond au spécimen ULQ 907a (Fig. 13). **A**, relation entre les os E (Y 20 - Y 19) et C (Y 10 - Y 9). **B**, relation entre les os E (Y 20 - Y 19) et B (Y 7 - Y 6). **C**, relation entre les os C (Y 10 - Y 9) et B (Y 7 - Y 6). La croisée des axes représente les axes de symétrie bilatérale. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

TABLEAU 10. — Grandeurs des variances et nature de la variation pour les axes principaux. La matrice des cosinus directeurs est donnée au tableau 9.

Axes	Variance	%	Nature de la variation
1er	0,107660	86,02	Taille
2e	0,010312	8,24	Forme
3e	0,003815	3,05	Forme
4e	0,002615	2,09	Forme
5e	0,000443	0,35	Fluctuations de la symétrie
6e	0,000315	0,25	Fluctuations de la symétrie

La présence de l'os B est une synapomorphie des dipneustes (incluant *Diabolepis speratus*). D'après Martin (1981), un os B plus long que large et assez peu développé est un caractère plésiomorphe. Chez *S. curta*, l'os B est plus long que large et bien développé. La forme de l'os B de *S. curta* est comparable à celle de l'os B présent chez quelques spécimens de *Dipterus* et à celui de *Pentlandia* et de *Phaneropleuron*. Au cours de l'évolution des dipneustes, l'os B occupe une superficie de plus en plus grande, la longueur étant la dimension qui augmente le plus. Il est possible que le développement ontogénétique de l'os B (allométrie positive) de *S. curta* soit un exemple d'hétérochronie (récapitulation). Cet exemple possible de récapitulation diffère de l'hypothèse de paedomorphie du crâne des dipneustes proposée par Bemis (1980, 1984).

Le canal de la commissure supratemporale traverse l'os A chez tous les genres dévoniens où la condition peut être observée (par ex. *Chirodipterus*, *Dipterus*, *Fleurantia*, *Griphognathus*, *Howidipterus*, *Iowadipterus*, *Rhinodipterus*, *Scaumenacia* et probablement chez *Phaneropleuron*) et un genre carbonifère-permien (*Conchopoma*). Mais on remarque que ce canal se trouve dans l'os B (condition apomorphe) chez *Megapleuron*, *Tranodis*, *Sagenodus* et *Straitonia* et les espèces post-carbonifères. Thomson & Campbell (1971) interprètent ce changement comme étant un processus dynamique et graduel : le canal de la commissure supratemporale tendant à « migrer » antérieurement et à être « capturé » par l'os B. Bien que chez quelques spécimens de *Scaumenacia*, le

canal de la commissure passe dans les coins latéro-postérieurs de l'os B puis se prolonge dans l'os A, il est inopportun de considérer cette variation comme une indication d'un changement évolutif graduel. Cependant, la présence de la commissure supratemporale dans les postpariétaux et l'os B (condition apomorphe) semble être corrélée avec l'absence d'éléments de la série extrascapulaire, tel A et H (condition apomorphe). Un changement similaire caractérise les Tetrapoda en comparaison avec les autres Osteichthyes : (1) la commissure supratemporale (lorsque présente) se retrouve associée aux postpariétaux (condition apomorphe) au lieu des extrascapulaires médians et latéraux (condition plésiomorphe) et (2) les extrascapulaires sont absents (condition apomorphe). Donc, ces deux caractères apomorphes sont considérés comme deux synapomorphies pour les Tetrapoda.

Lehman (1959) compare le pariétal (os J) de *Nielsenia nordica* (« fronto-pariéto-latéral ») à ceux retrouvés chez certains spécimens de *Scaumenacia* et chez *Conchopoma*. Il est à noter que chez *Nielsenia* le pariétal se prolonge latéralement à la série médiane centrale et partage une suture avec l'os E ; une condition apomorphe qui n'est pas comparable à celle retrouvée chez *Scaumenacia*, mais retrouvée chez *Conchopoma*.

Chez *Dipnorhynchus* (Thomson & Campbell 1971), *Speonesydrion* (Campbell & Barwick 1984), *Uranolophus*, *Stomiahykus*, *Dipterus* et peut-être *Pentlandia* (Westoll 1949), le canal supraorbitaire ou un rameau de ce canal passe dans le pariétal près du centre de croissance de cet os, tandis que chez *Scaumenacia*, il traverse uniquement les os de la série latérale (condition apomorphe). La présence du canal supraorbitaire ou d'un rameau de ce canal dans le pariétal, est un caractère plésiomorphe chez les dipneustes. Outre *Scaumenacia*, la condition apomorphe se trouve aussi chez *Fleurantia*, *Griphognathus* et plusieurs autres espèces post-dévoniennes où le matériel en permet l'observation.

En association avec ce caractère plésiomorphe (présence du canal supraorbitaire dans le pariétal), la ligne antérieure de fossettes se termine généralement sur le pariétal (condition plésiomorphe), par opposition à l'os X (condition apomorphe). D'après Westoll (1949), à la suite de la perte du rameau du canal supraorbitaire ou de la migration latérale de ce canal, l'os X de *Scaumenacia* aurait « détourné » la terminaison de la ligne antérieure de fossettes. Graham-Smith (1978) note que chez les genres où le pariétal supporte le canal supraorbitaire, cet os est relativement plus large que celui de *Scaumenacia*. Par contre, chez *Dipterus*, la ligne supraorbitaire passant dans le pariétal jouait un rôle inducteur dans l'ossification de cet os. Ainsi, la croissance du pariétal est alors moins importante (ce qui est révélé par la relation d'allométrie dans les largeurs du pariétal et des os C et B) et la croissance des os de la série médiane compense le changement de forme du pariétal.

Chez les groupes extérieurs aux dipneustes (voire *Youngolepis*, Porolepiformes et Osteolepiformes) ainsi que chez les formes primitives de dipneustes, la ligne moyenne de fossettes ne passe que sur les postpariétaux et le tabulaire (ou os Y_2). À titre d'exemple, tous les spécimens de *Dipterus valenciennesi* (White 1965 ; obs. pers.), *Chirodipterus australis* (Miles 1977 ; obs. pers.), *Griphognathus* spp. (Schultze 1969 ; Miles 1977 ; obs. pers.) et *Rhinodipterus secans* (Gross 1956) présentent la condition plésiomorphe. Toutefois, la ligne moyenne de fossettes ne se trouve sur l'os B que chez *Scaumenacia*, *Fleurantia* (Cloutier 1996), *Barwickia* (Long 1992), *Andreyevichthys* (obs. pers. ; contrairement aux observations de Krupina 1987) et *Phaneropleuron andersoni* (Westoll 1949 ; obs. pers.). À ces espèces viennent s'ajouter deux spécimens : un os B que Gross (1934, fig. 1E) a tenté de référer à *Dipterus ? crassus* et un toit crânien du Frasnien d'Écosse (« *Edenhillie Beds* », Whitemire, Morayshire ; RMS.G. 1973.9.3). Ce toit crânien provient de la même localité que *Conchodus ostreaeformis* M'Coy, 1848 (Henrichsen 1972) qui n'est connu que par une plaque dentaire isolée. Chez *Howidipterus*, quelques spécimens (Long 1992, figs 1A, 2D-F) possèdent une ligne moyenne sur l'os B, alors que la majorité ne l'a pas. Parmi les espèces post-dévoniennes, la disposition des lignes de fossettes est très mal connue puisqu'il semble que ces lignes soient subdermiques. Toutefois, Watson & Gill (1923, fig. 2c) illustrent un spécimen de *Sagenodus* montrant la ligne moyenne de fossettes sur l'os B. Chez les

formes actuelles, *Protopterus* et *Neoceratodus*, la ligne moyenne se développe en partie mais ne migre pas au cours de l'ontogénie vers une position médiane qui pourrait se superposer au territoire de l'os B (Pehrson 1949 ; Miles 1977 ; Jarvik 1980). La présence de la ligne moyenne de fossettes sur l'os B constitue vraisemblablement une synapomorphie soit pour le clade [Phaneropleuridae + Fleurantiidae] (bien que la disposition ne soit pas connue chez *Pentlandia* et *Jarvikia*) soit pour un clade regroupant les Phaneropleuridae, Fleurantiidae, Uronemoidei, Ctenodontoidei et Ceratodontoidei.

Le processus postérieur du postpariétal est présent entre autres chez *Rhinodipterus secans* (White 1962), *Griphognathus*, *Fleurantia*, *Sagenodus*, *Ctenodus*, *Delatitia* (Long & Campbell 1985) *Andreyevichthys* et *Scaumenacia*. Chez les formes primitives telle *Dipnorhynchus*, l'os H recouvre la position topographique où se trouve le processus du postpariétal. Chez *Griphognathus*, le processus postérieur du postpariétal est recouvert par l'os H (« G » de Schultze 1969) ; cependant, le processus postérieur n'est pas aussi développé que chez les espèces où l'os H est absent. Chez *S. curta*, l'os H est absent et le processus postérieur du postpariétal est bien développé.

La ligne profonde, caractère plésiomorphe chez les dipneustes, est connue uniquement chez *Dipnorhynchus sussmilchi*, *D. kiandrensis*, *Uranolophus*, *Stomiahykus*, *Griphognathus whitei*, *G. minutidens*, *Chirodipterus australis*, *Holodipterus gogoensis*, *Dipterus valenciennesi* et *Scaumenacia curta*.

Selon Schultze (1977), la relation spatiale entre le pariétal (J) et les os X (« KX »), L, M et C de *Megapleuron*, est comparable à l'arrangement des os du toit crânien de *Phaneropleuron* et de *Scaumenacia*. La majorité des auteurs semblent d'accord avec Watson & Gill (1923) pour conférer à *Scaumenacia* une ressemblance avec *Pentlandia* et ils sont également d'accord avec Westoll (1949) pour conférer à *Scaumenacia* une ressemblance avec *Phaneropleuron*. Westoll (1949) mentionne que les os Z, Y_2, Y_1 (« H, Y_1, Y_2 »), le postpariétal (I), le pariétal (« J1 ») et l'os B sont presque identiques chez *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*.

Comparaisons du patron de variabilité

Il n'y a que très peu d'espèces qui ont fourni suffisamment de spécimens pour permettre de comparer les patrons de variabilité avec ceux observés et décrits chez *Scaumenacia*. Toutefois, cinq espèces dévoniennes permettent une comparaison de la variabilité du toit crânien et de la trajectoire de ses canaux sensoriels : il s'agit des *Chirodipterus australis* (Miles 1977), *Dipterus valenciennesi* (Westoll 1949 ; White 1965 ; obs. pers.), *Barwickia downunda* (Long 1992), *Fleurantia denticulata* (Cloutier 1996) et *Howidipterus donnae* (Long 1992).

Os surnuméraires. On n'observe que très rarement des os anamestiques et aucun des os intrasuturaux chez *S. curta*, contrairement à *Uranolophus*, *Dipnorhynchus*, *Speonesydrion*, *Chirodipterus* (Miles 1977) et *Dipterus* (White 1965). Miles (1977, figs 116, 118c, 119b) a identifié la présence d'os anamestiques chez *Chirodipterus australis* associés avec les os B, C, X et Y_1. Bien que le toit crânien de *Howidipterus* et de *Barwickia* présente une grande variabilité, aucun des spécimens illustrés par Long (1992) ne montre d'exemple d'os surnuméraires.

Jarvik (1950) suggère que les os intrasuturaux retrouvés abondamment chez *Dipterus* et chez les ostéolépiformes participaient à la croissance périphérique des os dermiques du toit crânien ; il en serait de même chez les Acipenseridae (Beltan 1962). Chez certaines espèces de dipneustes (Thomson 1975), dont le *S. curta*, la croissance des os dermiques se faisait simultanément par un accroissement superficiel (« *appositional* » ou « *superpositional growth* ») et un accroissement périphérique (« *areal growth* »), sans l'intermédiaire d'os intrasuturaux.

L'os D se trouve chez plusieurs dipneustes dévoniens, sauf quelques taxons tels *Scaumenacia*, *Oervigia*, *Phaneropleuron*, *Pentlandia* et *Rhinodipterus ulrichi*. Chez *Speonesydrion*, *Dipnorhynchus* (à l'exception de *D. kurikae*) et *Dipterus*, la région de l'os D est généralement composée de plusieurs éléments osseux très variables quant au nombre et à la forme. Chez *Dipnorhynchus sussmilchi* (Thomson & Campbell 1971), *Speonesydrion iani* (Campbell & Barwick 1984) et *S. lehmanni* (Lehmann & Westoll 1952), l'orifice pinéal se trouve à la jonction des

os D. Bien que l'os D soit absent chez *Scaumenacia*, et ceci à l'exception d'un seul spécimen (RMS.G 1887.20.10), la région des sutures entre la paire d'os E et la paire d'os C est relativement variable (concurrence spatiale correspondant à une fluctuation de la symétrie bilatérale). Cependant, il est à noter que je n'induis pas une relation de causalité entre l'absence (perte ou fusion) de l'os D (condition apomorphe) et la variation intraspécifique observée.

Certaines espèces apparentées phylogénétiquement montreront des variations analogues (voire homologues). Il est intéressant de noter que le nombre d'os D varie entre 0 et 3, selon les individus, chez *Fleurantia* (Cloutier 1996) et *Barwickia* (Long 1992) ; il est possible qu'une condition similaire existait aussi chez *Andreyevichthys* (obs. pers.).

Concurrences spatiales et fusions. Des exemples de fusions au niveau du toit crânien ont été signalés chez *Barwickia downunda* (Long 1992), *Chirodipterus australis* (Miles 1977), *Dipterus valenciennesi* (Westoll 1949 ; White 1965 ; obs. pers.), *Fleurantia denticulata* (Cloutier 1996), *Howidipterus donnae* (Long 1992), *Phaneropleuron andersoni* (obs. pers.), *Sagenodus* sp. (Westoll 1949) et *Scaumenacia curta*.

Chez *Griphognathus whitei*, un seul exemple de concurrence spatiale a été mentionné par Miles (1977). Contrairement au patron stable où il n'y a pas de contact entre le pariétal et l'os Y_2, un seul spécimen (BMNH P.56049) montre le contact entre ces deux os.

Westoll (1949) mentionne que les os X et Y_1 (« Y_2 » de cet auteur) sont presque toujours fusionnés chez *Sagenodus* et retrouve cette fusion fréquemment chez *Scaumenacia*. Cette similitude n'est pas considérée comme étant une synapomorphie unissant entre autres *Scaumenacia* et *Sagenodus*, puisque ce caractère est très variable ; cependant, il peut s'agir d'une tendance morphologique commune. Chez certains genres tels *Uronemus*, *Ctenodus*, *Conchopoma*, un seul os (peut-être « Y_1 + X ») occupe la topographie des os Y_1 et X. La condition plésiomorphe est la présence de deux os, X et Y_1, alors que la condition apomorphe correspond à la fusion de ces deux os ou à la présence d'un seul élément recouvrant la position topographique des deux os. La variation ontogénétique observée chez *Scaumenacia* et *Sagenodus*, représente peut-être une condition transitoire et supporte l'hypothèse de fusion ontogénétique à la base de la fusion phylogénétique, sans toutefois en être la preuve.

La présence des os L_1 et L_2 correspond à la condition plésiomorphe, alors que la présence d'un seul élément à la position des os L_1 et L_2 (l'os « L_1 + L_2 ») est considérée comme étant une synapomorphie des Fleurantiidae (Cloutier 1996). La fusion des os L_1 et L_2 retrouvée chez *Scaumenacia* est fréquente chez *Howidipterus* (Long 1992), *Dipterus valenciennesi* (White 1965 ; obs. pers.) et *Phaneropleuron* (Westoll 1949). Chez les Fleurantiidae (*Fleurantia*, *Barwickia*, *Andreyevichthys*, *Jarvikia* et *Soederberghia* ; Cloutier 1996), groupe apparenté aux Phaneropleuridae, le caractère apomorphe est fixé puisque toutes les espèces possèdent un os « L_1 + L_2 ». La fusion de tous les os antérieurs à l'os L_1, fréquemment observée chez *Scaumenacia*, se retrouve aussi chez *Barwickia* (Long 1992).

Romer (1936) et Westoll (1949) ont décrit plusieurs fusions entre les os d'une même série chez *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*. Contrairement à *Scaumenacia*, où les fusions entre les éléments d'une même série antéro-postérieure sont communes, plusieurs spécimens de *Howidipterus* montrent des fusions entre les éléments de séries adjacentes [par ex. « C + C + L_1 + L_2 » (Long 1992, fig. 2A), « B + postpariétal droit » (fig. 2C), « B + C droit + pariétal droit + X + L » (fig. 2H)]. De plus, les homologues bilatéraux de la série médiane sont souvent fusionnés [par ex. « C + C » (Long 1992, figs 2A-B, 11), « E + E » (figs 2B, E, G, 11)].

Variation des lignes de fossettes. Chang & Smith (1992) mentionnent qu'au sein des Osteichthyes, un patron asymétrique des lignes de fossettes du toit crânien n'est connu que chez *Youngolepis*, *Diabolepis* et quelques autres dipneustes. Selon les critères de qualification utilisés dans cette étude de *Scaumenacia*, la variation des lignes de fossettes de *Youngolepis praecursor* est du troisième type (Chang 1982, figs 5-6 ; Chang 1991, figs 2a-c, e-f, 5a ; obs. pers.). Il s'agit principalement de variations mineures de la symétrie bilatérale, à l'exception de quelques spéci-

mens chez lesquels les lignes moyennes de fossettes ne passent pas sur les tabulaires (Chang 1991, fig. 2c) où la ligne postérieure droite est orientée médio-postérieurement (Chang 1991, fig. 5a ; obs. pers.). Contrairement aux conclusions de Chang & Smith (1992), le type de variations observé chez *Youngolepis* se rapproche plus de celui des Osteolepididae [*Osteolepis macrolepidotus* (Jarvik 1948, fig. 38A-P ; Graham-Smith 1978, figs 3a-f, 4a-f, 5a-f ; obs. pers.), *Thursius* spp. (Jarvik 1948, figs. 59A-C, 63A-D), *Gyroptychius* spp. (Jarvik 1948, figs 78A-E, 79J ; obs. pers.)] que des dipneustes.

La majorité des spécimens de *Howidipterus donnae* illustrés par Long (1992, figs 1D, 2A-H, 3B-C, E, 4, 5A-E, 11) est caractérisée par des variations des lignes de fossettes de types 1 et 2, principalement. Les variations de type 2 semblent les plus fréquentes. Le type 1, qui est le type le plus fréquent chez *Scaumenacia*, se retrouve chez *Howidipterus* (Long 1992, figs 2A, 3B), mais peut-être de façon plus sporadique. La variation du parcours de la ligne postérieure de fossettes observée sur les spécimens de *Scaumenacia* et *Howidipterus* exprime une instabilité dans le développement et dans l'individualisation des lignes moyenne et postérieure. L'instabilité morphologique se retrouve aussi durant l'ontogénie des espèces actuelles de dipneustes : Pehrson (1949) a remarqué, chez *Protopterus*, que la ligne postérieure se développe en une portion antérieure et une portion postérieure, cette dernière étant uniquement présente durant les premiers stades larvaires. Chez *Neoceratodus*, la ligne moyenne forme une portion de la ligne postérieure, perdant ainsi son individualité.

Contrairement au *Scaumenacia*, les lignes antérieures de fossettes de *Howidipterus* se terminent fréquemment sur les pariétaux au lieu des os X (Long 1992, figs 2B-D, F-G, 3B, E) ; ce caractère apomorphe n'est pas encore bien fixé chez *Howidipterus*. Tels certains spécimens de *Scaumenacia*, les lignes moyennes ne passent pas sur l'os B (type 3), débutant sur les pariétaux et se dirigeant vers l'os Y_2 [Long 1992, figs 2A (côté droit), B-C, G-H, 11]. La trajectoire des lignes de fossettes semble plus variable chez *Howidipterus* que chez *Scaumenacia*.

Le patron des lignes de fossettes de *Barwickia downunda*, illustré par Long (1992, figs 13, 15), semble beaucoup plus stable que chez *Scaumenacia* et *Howidipterus* ; la figure 13D de Long (1992) montre l'absence de lignes moyennes sur l'os B ainsi que l'absence totale de lignes postérieures. Long (1992, fig. 19) identifie deux lignes postérieures de fossettes : (1) une courte ligne dans la partie antérieure du postpariétal située antérieurement à la ligne moyenne, et (2) une ligne traversant la suture entre le postpariétal et l'os Y_2. Comparé aux trajectoires de la ligne moyenne observée chez *Scaumenacia*, *Fleurantia* et *Andreyevichthys*, il semble plus approprié d'identifier la deuxième ligne postérieure comme étant la suite de la ligne moyenne de fossettes. La petite ligne de fossettes, identifiée comme étant la « ligne postérieure 1 » par Long (1992, fig. 19), ne semble être qu'une variation intraspécifique mineure (type 3) figurée exclusivement sur le côté droit d'un spécimen illustré dans sa figure 15 (Long 1992).

Miles (1977) signale la variation du parcours des lignes de fossettes chez *Griphognathus whitei* et *Chirodipterus australis*. Seules des variations de type 3 ont été observées chez ces deux espèces. Les trois lignes de fossettes de *C. australis* étant restreintes au centre des os respectifs, cela limite l'expression de la variabilité.

Interprétations phylogénétiques

Parmi les dipneustes étudiés et selon les caractères ici révisés, certains clades sont reconnus par la présence de synapomorphies. Aucun des caractères étudiés ne permet de supporter la monophylie d'un groupe n'incluant que *Scaumenacia*, *Phaneropleuron* et *Pentlandia*. De plus, aucun des caractères étudiés par Westoll (1949) n'est uniquement partagé par *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*. Ainsi, la ressemblance entre *Scaumenacia*, *Phaneropleuron* et *Pentlandia* proposée par Watson & Gill (1923) et Westoll (1949) est d'ordre phénétique et non phylogénétique.

Se fondant sur les présentes données morphologiques étudiées chez *Scaumenacia curta* et les données nouvelles ou publiées pour les autres espèces de comparaison, les différentes analyses retrouvées dans la littérature (Bertmar 1968 ; Thomson & Campbell 1971 ; Miles 1977 ; Marshall 1987 ; Campbell & Barwick 1990 ;

Schultze & Marshall 1993) sur la phylogénie des dipneustes incluant *S. curta* sont critiquées dans une perspective cladistique.

L'hypothèse de phylogénie de Bertmar (1968)
L'hypothèse de phylogénie proposée par Bertmar (1968) a été critiquée adéquatement par Miles (1977). En ce qui concerne la position phylogénétique de *Scaumenacia*, je ne suis pas du même avis que Bertmar. Il appuie l'hypothèse de Lehman (1966) selon laquelle les « Soederberghiiformes » (« Soederberghidae » de Bertmar) seraient apparentés aux « Rhynchodipteridae » des « Scaumenaciformes » (*Rhynchodipterus* des « Scaumenacidae », selon Bertmar). Les toits crâniens de *R. elginensis* et de *Soederberghia groenlandica* sont phénétiquement similaires quant aux proportions des os et à la forme générale du crâne ; cependant, il ne s'agit pas d'une hypothèse étayée phylogénétiquement. La monophylie des unités taxonomiques (familles et ordres) utilisées par cet auteur n'est pas supportée.
1. Le caractère diagnostique des « Soederberghiiformes » de Lehman (1966, « Soederberghidae » de Bertmar) est la présence de nombreux exemples de fusion et de fragmentation dans la région rostrale du crâne. Tel que mentionné plus haut, il s'agit d'un caractère plésiomorphe, qui n'est pas exclusif à ce groupe.
2. La famille des « Scaumenacidae » (ordre des « Scaumenaciformes » de Lehman) telle que décrite est aussi définie par une série de caractères plésiomorphes.
3. Même si nous acceptions la monophylie des taxons utilisées par ces auteurs, le caractère proposé afin de justifier l'hypothèse de parenté entre les « Scaumenacidae » et les « Soederberghidae » n'est pas un caractère apomorphe. Bertmar mentionne que ces deux familles partagent quelques spécialisations, ne donnant à titre d'exemple que la présence d'un long museau couvert par peu d'os rostraux. Ce caractère n'est pas adéquat puisque *S. curta* a un museau court couvert par peu d'os rostraux tandis que *Soederberghia* a un long museau composé de plusieurs os.

L'hypothèse de phylogénie de Thomson & Campbell (1971)
Thomson & Campbell (1971) acceptent l'hypothèse de Watson & Day (1916), selon laquelle *Pentlandia* serait plus près de *Scaumenacia* que de *Dipterus*. *Pentlandia* serait le groupe-frère des genres *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*. Les liens de parenté proposés par Thomson & Campbell (1971) pour unir *Scaumenacia* et *Phaneropleuron* sont phénétiques plus que phylogénétiques : similarité dans la proportion des os B, C et E, absence de l'os D, dentition de type cératodonte, absence ou réduction de l'os K. La similarité des proportions des os B, C et E n'étant pas quantifiée, elle demeure arbitraire ; toutefois, ces os semblent plus larges chez ces formes que chez les Dipteridae, Chirodipteridae, Fleurantiidae, Rhynchodipteridae. L'os K est totalement absent chez *S. curta* et non pas seulement sur la plupart des spécimens tel que mentionné par Thomson & Campbell (1971 : 101) et Westoll (1949).

Les hypothèses phylogénétiques de Miles (1977) et Marshall (1987)
Miles (1977) a proposé la première analyse phylogénétique du groupe des dipneustes. Toutefois, la majeure partie du cladogramme que Miles (1977 : 306) suggère, demeure non-résolue ; ceci à cause du choix des caractères, des problèmes d'interprétation d'homologie (telles les synapomorphies 13 et 15 : l'os C ayant été interprété comme étant l'os D) et de la polarisation. Miles regroupe les genres *Phaneropleuron*, *Scaumenacia*, *Pentlandia* sous le nom de phaneropleuridés (« phaneropleurids »), mais il n'a pas défini la monophylie de ce groupe ni sa position phylogénétique.
Marshall (1987) a repris les données inférées par le cladogramme de Miles (1971) et un concept de dichotomie fonctionnelle chez les dipneustes proposé par Campbell & Barwick (1983, 1984). Au contraire de Miles (1977), Marshall (1987) incorpore les phaneropleuridés dans l'analyse. Il conclut que les phaneropleuridés sont apparentés à *Chirodipterus*, *Dipterus valenciennesi*, *Oervigia* et *Rhinodipterus* ; sans toutefois donner une synapomorphie.

L'hypothèse de Campbell & Barwick (1990)
Campbell & Barwick (1990) tentent d'établir des liens phylétiques entre les espèces paléozoïques de dipneustes en utilisant des critères stratigraphiques et fonctionnels, mais plus parti-

culièrement en rejetant le critère de parcimonie. Leur hypothèse de phylogénie (Campbell & Barwick 1990, fig. 1) n'a rien d'un cladogramme. Ils considèrent que les Phanerolpleuridae forment un groupe monophylétique (i.e. [*Phanerolpleuron* + [*Pentlandia* + *Scaumenacia*]]), défini par (1) l'absence de l'os D en tant qu'élément indépendant, (2) l'absence de cosmine et (3) le nombre d'infradentaires réduit à deux. Ces trois caractères ne sont pas uniques à ce groupe. La relation de parenté *Pentlandia-Scaumenacia* n'est corroborée par aucun caractère. Campbell & Barwick (1990) caractérisent le genre *Phanerolpleuron* par les deux caractères suivants : (1) opercule de forme arrondie et (2) deuxième nageoire dorsale allongée et non jointe à la nageoire caudale. La forme de l'opercule représente une forme relativement généralisée chez les dipneustes dévoniens, alors que le deuxième caractère se retrouve chez *Scaumenacia*, *Fleurantia*, *Barwickia* (Long 1993a) et *Sagenodus* (Chorn & Schultze 1988). Selon leur hypothèse, les Phanerolpleuridae ne sont pas apparentés aux Fleurantiidae, puisqu'ils considèrent ces derniers comme ayant une dentition formée exclusivement de denticules. Cloutier (1996) décrit les rangées de dents et denticules chez *Fleurantia* ; déjà, seul ce caractère contredit l'hypothèse de Campbell & Barwick (1990).

L'hypothèse de Schultze & Marshall (1993)

Les études de Schultze & Marshall (1993) et Schultze *et al.* (1993) ont pour objet de reprendre le scénario de Campbell & Barwick (1990) et d'analyser de façon cladistique leurs résultats. L'homoplasie, très élevée dans leur matrice de données, rend leur analyse peu concluante bien que Schultze & Marshall (1993) commentent un des trente-six arbres également parcimonieux. Selon leur hypothèse, les Phanerolpleuridae et Fleurantiidae sont paraphylétiques.

Diverses hypothèses phylogénétiques

Vorob'eva & Obruchev (1967), comme l'avait proposé initialement Berg (1940), mentionnent que la famille des Scaumenaciidae est apparentée à la famille des Fleurantiidae. Cependant, aucune synapomorphie n'est proposée par les auteurs afin de supporter cette parenté phylogénétique. Westoll (1949) mentionne la similarité entre la morphologie de *Fleurantia* et celle de *Scaumenacia*, sans toutefois impliquer une relation de parenté phylogénétique.

Long & Campbell (1985) comparent la similarité entre les os postérieurs du toit crânien (B, Y_2 et Z ; absence de cosmine) chez *S. curta* et *Delatitia breviceps*. Effectivement l'arrangement et la proportion des os crâniens sont similaires, mais aucun caractère n'est unique aux deux espèces. Chez *Delatitia*, les lignes moyennes de fossettes sont limitées aux postpariétaux ; donc cette espèce n'appartient vraisemblablement pas au clade [Phanerolpleuridae + Fleurantiidae + Uronemoidei + Crenodontoidei + Ceratodontoidei].

Krupina (1987, 1988) considère les genres *Scaumenacia*, *Oervigia* et *Andreyevichthys* comme appartenant à la famille des Scaumenaciidae.

Long (1993b, fig. 10) suggère que le *Scaumenacia* est le groupe-frère d'un clade incluant les formes post-dévoniennes ; selon cet auteur, ce lien de parenté serait corroboré par la présence d'une première nageoire dorsale allongée. La condition de la première nageoire dorsale chez les Uronemoidei, Ctenodontoidei et Ceratodontoidei est très mal connue, puisque chez la plupart de ces espèces une seule nageoire continue occupe la position des nageoires dorsale, caudale et anale. Ainsi, l'élongation de la première nageoire dorsale n'étant pas associée avec des radiaux ossifiés est considérée comme étant une synapomorphie du genre *Scaumenacia* par Cloutier (1996).

CLASSIFICATION DE *Scaumenacia curta*

À la lumière de notre description du toit crânien de *S. curta* et de l'étude comparative des espèces dévoniennes de dipneustes menée dans le cadre de ce travail, les vues de certains auteurs seront considérées en ce qui concerne la position systématique de *S. curta* à l'intérieur du groupe des dipneustes. Seules les hypothèses de classification conséquente aux hypothèses de phylogénie sont préconisées (Wiley 1981a, b), bien que la position phylogénétique de *S. curta* ne soit pas précise.

Selon certains auteurs les Dipnoi se subdivisent en deux morphotypes, les « dipneustes à museau court » et ceux « à museau long ». Les « dipneustes à museau long » ne représentent vraisemblablement pas un groupe monophylé-

tique si l'on considère uniquement les espèces actuellement reconnues comme « à museau long » (Cloutier, 1996). Campbell & Barwick (1983, 1984) reconnaissent pour leur part deux morphotypes selon le type de dentition, les « dipneustes à plaque dentaire » (« *denticle adding* ») et les « dipneustes à palais denticulé » (« *denticle shedding* »). En 1990, Campbell & Barwick reconnaissent un troisième groupe, soit les « dipneustes à plaque de dentine » (« *dentine plated* »). La monophylie de ces trois groupes est douteuse (Schultze & Marshall 1993 ; Cloutier 1996) puisqu'elle repose exclusivement sur un argument fonctionnel ne prenant en considération aucun autre caractère sauf ceux liés à la dentition. Selon ces morphotypes, *S. curta* représente une espèce de « dipneustes à museau court » avec plaques dentaires ; contrairement à Lehman (1966) et Bertmar (1968) qui eux considèrent cette espèce comme étant représentante des « dipneustes à museau long ».

Les classifications de Zittel

Dans les trois premières éditions du *Text-Book of Palaeontology* de Zittel (1895, 1902, 1911), le *S. curta* est classifié parmi les Ctenodontidae Traquait. Zittel (1932, traduit et édité par C. R. Eastman et A. S. Woodward) inclut les genres *Scaumenacia* et *Phaneropleuron* dans la famille des Phaneropleuridae Hoernes, 1886. Zittel caractérise cette famille comme suit :

1. nombreux petits os formant le toit crânien ;
2. ces os sont dépourvus d'émail ;
3. une rangée de dents sur le prémaxillaire et le maxillaire ;
4. plaques dentaires comme chez les Dipteridae ;
5. une paire de plaques gulaires (« jugulaires ») ;
6. queue diphycerque, géphyrocerque ou hétérocerque ;
7. nageoires dorsales presque ou complètement contiguës avec la nageoire caudale ;
8. minces écailles cycloïdes fortement imbriquées ;
9. couche extérieure de la partie exposée réduite à de « petites épines ».

Le caractère 1 est plésiomorphe pour les dipneustes. Les caractères 2, 4, 8 et 9 sont apomorphes par comparaison aux formes primitives de dipneustes, mais ne sont pas des synapomorphies pour les Phaneropleuridae. Les caractères 6 et 7 représentent un vaste spectre de conditions, donc ne sont pas discriminants. Les caractères 3 et 5 correspondent à une interprétation fautive des spécimens. Les maxillaires (caractère 3) sont absents chez les dipneustes ; il s'agit probablement des dermopalatins (Cloutier 1996). *Scaumenacia curta* possède une plaque gulaire médiane, une paire de plaques gulaires latérales et non pas une seule paire de plaques gulaires (caractère 5).

La classification de Berg (1940)

Berg (1940) a créé la famille des Scaumenaciidae, uniquement pour le genre *Scaumenacia*. Il caractérise cette famille à partir des cinq caractères suivants :

1. deux nageoires dorsales ;
2. la deuxième nageoire dorsale non-contiguë avec la nageoire caudale ;
3. une nageoire caudale hérérocerque ;
4. la première nageoire dorsale sans squelette interne ;
5. la nageoire anale dotée d'un squelette interne « concentré ».

Tous ces caractères, à l'exception du caractère 4, sont plésiomorphes. Je considère une longue première nageoire dorsale (environ la demi-longueur de la deuxième nageoire caudale) sans radiaux proximaux et distaux ossifiés, comme étant une autapomorphie de *S. curta*.

Selon la classification de Berg, les Scaumenaciidae, les Fleurantiidae et les Phaneropleuridae sont inclus dans l'ordre des Phaneropleuriformes.

La classification de Vorob'eva & Obruchev (1964)

Vorob'eva & Obruchev (1964) reconnaissent la famille des Scaumenaciidae de Berg, mais la redéfinissent en y incorporant *Oervigia nordica* Lehman 1959. Les caractères diagnostiques des Scaumenaciidae donnés par Vorob'eva & Obruchev (1964) sont les suivants :

1. lignes de fossettes profondes ;
2. plaques dentaires avec côtes tubéreuses divergeant d'une bordure interne ;
3. deux os E (« median postrostrals ») ;
4. deux os C (« frontals ») ;
5. nageoires dorsales non-fusionnées ;
6. petite nageoire anale distante de la nageoire caudale ;

7. squelette axial très ossifié ;
8. première nageoire dorsale sans endosquelette ;
9. nageoire anale avec squelette « concentré » ;
10. processus neuraux et haemaux fusionnés pour former les arcs ;
11. partie libre des écailles ornementée.

Les caractères 1, 4, 6 et 9 sont plésiomorphes pour le clade des dipneustes. Les caractères 2, 3 et 11 sont apomorphes mais non spécifiques aux genres *Scaumenacia* et *Oervigia*. Bien que le squelette axial (caractère 7) ne soit décrit que chez quelques espèces (*Fleurantia denticulata*, *Gnathorhiza serrata*, *Phaneropleuron andersoni*, *S. curta*), les côtes et les épines neurales sont bien ossifiées chez toutes ces formes. Tel que proposé précédemment, l'absence d'endosquelette ossifié à la première nageoire dorsale (caractère 8) est vraisemblablement une autapomorphie de *Scaumenacia curta*. Les arcs haemaux (caractère 10) de *S. curta* ne sont pas ossifiés.

La classification de Lehman (1966)

Lehman (1966) a présenté une systématique des dipneustes à partir du caractère qu'il considère comme « le plus fondamental » soit « la forme des nageoires ». Lehman a ainsi repris les idées de Dollo (1895), puisque Dollo avait proposé une phylogénie des dipneustes à partir de la forme et du nombre de nageoires. Il est à noter qu'il est subjectif, et non justifiable, de considérer un certain type de caractères plus important phylogénétiquement qu'un autre. Lehman (1966) a regroupé dans l'ordre des Scaumenaciiformes Lehman les espèces suivantes : *S. curta*, *Oervigia nordica*, *Fleurantia denticulata*, *Jarvikia arctica* et *Rhynchodipterus elginensis*. Il a défini cet ordre par la présence des caractères suivants :

1. nageoire caudale hétérocerque ;
2. deux nageoires dorsales indépendantes :
3. une nageoire anale ;
4. la deuxième nageoire dorsale relativement longue ;
5. la première nageoire dorsale située « assez antérieurement ».

Les caractères 1 et 3 sont plésiomorphes pour les Gnathostomata ; le caractère 2 est plésiomorphe pour les Sarcopterygii ; et les caractères 4 et 5 ne sont pas uniquement retrouvés chez les espèces ci-haut mentionnées [à noter que *Jarvikia* et *Oervigia* ne sont connus que par leur crâne (Lehman 1959)]. Ainsi, aucun des cinq caractères ne supporte la monophylie des Scaumenaciiformes ; pour cette considération, la validité taxonomique de ce groupe n'est pas reconnue. Lehman redéfinit la famille des Scau-menaciidae (uniquement pour le genre *S. curta*) par un seul caractère : l'absence d'un rostre allongé. L'absence d'un rostre allongé est un caractère plésiomorphe chez les dipneustes ; donc, la définition de la famille des Scaumenaciidae donnée par Lehman (1966) ne caractérise pas un groupe monophylétique.

La classification de Schultze (1992)

Dans la partie du *Fossilium Catalogus* traitant des dipneustes, Schultze (1992) utilise les résultats de l'analyse cladistique publiée par Marshall (1987, fig. 5). Comme Schultze (1992) le fait remarquer, cette classification se rapproche de celle de Vorob'eva & Obruchev (1964). N'étant pas le but du *Fossilium Catalogus*, les diagnoses ne sont pas données. Le *Scaumenacia* est classé parmi les Phaneropleuridae au sein des Dipteroidei, dans un sous-ordre différent des Fleurantiidae (Holodontoidei).

CONCLUSION

Il y a plusieurs discordances entre la morphologie du toit crânien de *Scaumenacia curta* et les descriptions partielles retrouvées dans la littérature. La partie antérieure osseuse du toit crânien est composée principalement d'une paire d'os E et d'une paire d'os O ; Lehman (1966) a décrit correctement la région ethmoïdienne du museau comme étant principalement cartilagineuse. Bien que l'extrémité du museau soit peut-être cartilagineuse, la fraction ossifiée du museau est plus considérable qu'elle ne l'a été proposée par les auteurs dans le passé. La marge postérieure du postpariétal se termine par un processus, contrairement à ce que pensait Westoll (1949), qui croyait à la présence d'un os indépendant (soit l'os H de certains auteurs). Les os H et K sont absents contrairement aux écrits de Westoll (1949) et Thomson & Campbell (1971). La série latérale se termine par l'os Z et non pas l'os « Zp » tel qu'affirmé par Jarvik (1968, 1980). La

ligne antérieure de fossettes se termine toujours sur l'os X ; la ligne moyenne passe sur l'os B ; et la ligne postérieure se termine antérieurement au canal de la commissure supratemporale.

Contrairement à l'extrême variabilité mentionnée dans la littérature pour les dipneustes, les caractères morphologiques et morphométriques du toit crânien de *Scaumenacia curta* sont modérément variables. Il est possible de décrire la variation et de reconnaître certains mécanismes qui engendrent cette variation. Certains caractères de *S. curta* sont relativement stables par comparaison à ceux d'autres espèces de Dipnoi : l'arrangement des os de la série médiane (Jarvik 1980), le parcours des canaux sensoriels profonds et la rareté d'os surnuméraires. *S. curta* est moins variable que les descripteurs antérieurs ne l'ont suggéré ou décrit.

Le parcours des lignes de fossettes et le nombre d'os de la sétie latérale sont les deux caractères associés à la variation morphologique qualitative qui sont le plus variables chez *S. curta*. Le phénomène de la fusion de croissance est la cause principale de la variabilité dans la diminution du nombre d'os de la série latérale.

La cause majeure de la déformation des os est la concurrence spatiale entre les os adjacents, qui a été mise en évidence à l'aide des coefficients de corrélation, de l'analyse des composantes principales et des descriptions qualitatives.

D'une façon générale, au cours de la croissance, il ne semble pas y avoir d'augmentation progressive du nombre d'individus ayant une déformation de l'arrangement du toit crânien (fusion et concurrence spatiale). Seule la fusion de tous les os de la série latérale antérieurs à l'os L_1 semble être reliée à l'âge des spécimens. La fusion des os E n'est pas fonction de l'âge des individus, contrairement à la conclusion de Romer (1936).

Chez *S. curta*, les fusions entre les os d'une même série sont plus fréquentes que celles impliquant les os de séries différentes. Chez *S. curta*, l'os B croit de façon allométrique. À cause de la variation intraspécifique (qui correspond principalement à l'allométrie), la valeur taxonomique de l'indice morphométrique basée sur l'os B est mise en doute.

Remerciements

Je suis reconnaissant envers P. Jolicœur et P. Pirlot† (Université de Montréal) qui ont dirigé mes travaux de Master of Science dans les années 1983-1984. H.-P. Schultze, P. Janvier, V. Legendre† et D. Vézina ont lu et fourni des critiques constructives. Le matériel étudié m'a été prêté par le personnel de plusieurs musées et institutions : J. Maisey (American Museum of Natural History), S. L. Cumbaa et D. Russell (Musée canadien de la Nature), A. Lévesque (Musée de Géologie), L. Grande (Field Museum of Natural History), R. L. Carroll et I. Birkir (Redpath Museum), Y. Pageau (Université du Québec à Montréal) et M. Arsenault (Musée d'Histoire naturelle de Miguasha). D. Boudreau et M. Hayes ont dactylographié plusieurs versions préliminaires de ce manuscrit. Cette étude a été possible grâce à l'aide financière, sous forme de bourses du Conseil de recherches en Sciences naturelles et en Génie du Canada ainsi que la fondation Pauhlus de l'Université de Montréal, et sous forme de contrat avec le Musée d'Histoire naturelle de Miguasha, parc de Miguasha, ministère de l'Environnement et de la Faune (anciennement ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche), Gouvernement du Québec.

RÉFÉRENCES

Ahlberg P. E. 1991. — A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes. *Zoological Journal of Linnean Society* 103: 241-287.

Albrecht G. H. 1978. — Some comments on the use of ratios. Systematic Zoology 27: 67-71.

Allis E. P. 1889. — The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. *Journal of Morphology* 2 (3): 463-566.

Atchley W. R., Gaskins C. T. & Anderson D. 1976. — Statistical properties of ratios, I, empirical results. *Systematic Zoology* 25 (2): 137-148.

Bayer U. & McGhee G. R. 1989. — Periodicity of Devonian sedimentary and biological perturbations: implications for the Devonian timescale. *Neue Jahrburch für Geologie und Paläontologie Monatsheffe* 1989 (1): 1-16.

Beltan L. 1962. — Remarques concernant la croissance des os dermiques chez les ganoïdes. Problèmes actuels de paléontologie (Évolution des Vertébrés). *CNRS*, Paris, n° 104 : 109-115.

Bemis W. E. 1980. — Paedomorphosis and the evolution of lungfishes Dipnoi. *American Zoologist* 20 (4) : 757 [abstract].

— 1984. — Paedomorphosis and the evolution of the

Dipnoi. *Paleobiology* 10 : 293-307.
Bemis W. E. & Northcutt R. G. 1992. — Skin and blood vessels of the snout of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*, and their significance for interpreting the cosmine of Devonian lungfishes. *Acta Zoologica* 73: 115-139.
Berg L. S. 1947. — *Classification of fishes both recent and fossil*. J. W. Edwards, Ann Arbor, Michigan.
Bertmar G. 1968. — Phylogeny and evolution in lungfishes. *Acta Zoologica* 49: 189-201.
Campbell K. S. W. & Barwick R. E. 1982a. — A new species of the lungfish *Dipnorhynchus* from New South Wales. *Palaeontology* 25 (3): 509-527.
— 1982b. — The neurocranium of the primitive dipnoan *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). *Journal of Vertebrate Paleontology* 2 (1): 286-327.
— 1983. — Early evolution of dipnoan dentitions and a new genus *Speonesydrion*. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 1: 17-49.
— 1984. — *Speonesydrion*, an Early Devonian dipnoan with primitive toothplates. *Palaeontologia Ichthyologica* 2: 1-48.
— 1990. — Paleozoic dipnoan phylogeny: functional complexes and evolution without parsimony. *Paleobiology* 16: 143-169.
Campbell K. S. W. & Bell M. W. 1982. — *Soederberghia* (Dipnoi) from the Late Devonian of New South Wales. Alcheringa 6: 143-149.
Chang M.-M. 1982. — The braincase of *Youngolepis*, a Lower Devonian crossopterygian from Yunnan, south-western China. *GOTAB*, Stockholm: 1-113.
— 1991. — Head exoskeleton and shoulder girdle of *Youngolepis*: 355-378, *in* Chang M.-M., Liu Y.-H. & Zhang G.-R. (eds), *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. Science Press, Beijing.
Chang M.-M. & Yu X. 1984. — Structure and phylogenetic significance of *Diabolichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China. *Proceedings of the Linnean Society of N. S. Wales* 107: 171-184.
Chang M.-M. & Smith M. M. 1992. — Is *Youngolepis* a porolepiform? *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 294-312.
Chorn J. & Schultze H.-P. 1988. — A complete specimen of *Sagenodus* (Dipnoi) from the Upper Pennsylvanian of the Hamilton quarry, Kansas. Regional geology and paleontology of upper Paleozoic Hamilton quarry area, *Kansas Geological Society Guidebook Series* 6: 173-175.
Cloutier R. 1990. — *Phylogenetic interrelationships of the actinistians (Osteichthyes: Sarcopterygii): patterns, trends, and rates of evolution*. Ph.D. dissertation, University of Kansas, Lawrence.
— 1991. — Intraspecific variation in *Scaumenacia curta* (Phaneropleuridae, Dipnoi): morphological and morphometric descriptions: 13, *in* Vézina D. & Arsenault M. (eds), *7th International Symposium, Studies of Early Vertebrates*. Parc de Miguasha, Québec.
— 1996. — Dipnoi (Akinetia: Sarcopterygii) : 198-226, *in* Schultze H.-P. & Cloutier R. (eds), *Devonian fishes and plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Dr. Pfeil Verlag, München.
Cloutier R. & Ahlberg P. E. 1996. — Morphology, characters and the interrelationships of basal sarcopterygians; 445-479, *in* Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & Johnson G.D. (eds), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, New York.
Cloutier R., Smith M. M. & Krupina N. I. 1993. — Growth of the dental system of the Famennian dipnoan, *Andreyevichthys epitomus* from Russia: morphometrics and morphogenesis of the entopterygoid tooth plate, *in* Turner S. (ed.), *The Gross Symposium. Scientific sessions: abstract*. Göttingen, Germany.
Cloutier R., Loboziac S., Candilier A.-M. & Blieck A. sous presse. — Biostratigraphy of the Upper Devonian Escuminac Formation, eastern Québec, Canada: a comparative study based on miospores and fishes. *Review of Paleobotany and Palynology*.
Corsin J. 1968. — Rôle de la compétition osseuse dans la forme des os du toit crânien des Urodèles. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 19: 103-108.
Cousin G. 1974. — Contribution des techniques de la biométrie et de la statistique à la connaissance de l'espèce, à propos de deux espèces de gryllides et de leurs hybrides. Première partie. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 8 (4) : 283-402.
Dagnelie P. 1978. — *Théorie et méthode statistiques, applications agronomiques, volume 1 : Les méthodes de l'inférence statistique*. Presses agronomiques de Gembloux, Vander-Oyez.
Devillers C. 1965. — The role of morphogenesis in the origin of higher levels of organization. *Systematic Zoology* 14: 259-271.
Devillers C. & Corsin J. 1968. — Les os dermiques crâniens des poissons et des amphibiens ; points de vue embryologiques sur les « territoires osseux » et les « fusions », *in* Ørvig T. (ed.), *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*, Nobel Symposium 4 : 413-428.
Dodson P. 1978. — On the use of ratios in growth studies. *Systematic Zoology* 27 (1): 62-67.
Dollo L. 1895. — Sur la phylogénie des dipneustes. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* 9 (2) : 79-128.
Eastman C. R. 1908. — Devonian fishes of Iowa. *Iowa Geological Survey* 18, annual report 1907: 29-386.
Forster-Cooper M. A. 1937. — The Middle Devonian fish fauna of Achanatras. *Transaction of the Royal Society of Edinburgh* 59 (7): 223-239.
Gardiner B. G. 1984. — The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper

Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology* 37: 173-428.

Goodrich E. S. 1909. — Vertebrate Craniata, *in* Lankester R. (ed.), *A Treatise on Zoology*, Part IX. Black, London.

— 1925. — On the cranial roofing-bones in the Dipnoi. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 36: 79-86.

— 1930. — *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. MacMillan and Co., London.

Graham-Smith W. 1978. — On the lateral lines and dermal bones in the parietal region of some crossopterygian and dipnoan fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (B) 282: 4-105.

Gray H. 1977. — *Anatomy, descriptive and surgical*. T. Pickering Pick & R. Howden, Bounty Books, New York.

Gray S. W. 1946. — Relative growth in a phylogenetic series and in an ontogenetic series of one of its members. *American Journal of Science* 244 (11): 792-807.

Gross W. 1934. — Über einen grossen Dipnoer aus dem baltischen Mitteldevon. *Zeischrift Deutsch Geologische Gesellschaften* 86: 83-86.

— 1956. — Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische. *Kungliga svenska VetenskapsAkademiens Handligar* 5: 1-140.

Henderson I. F., Henderson W. D. & Kenneth J. H. 1963. — *A Dictionary of Biological Terms*. 8e édition, Oliver and Boyd.

Henrichsen I. G. C. 1972. — A catalogue of fossil vertebrates in the Royal Scottish Museum, Edinburgh. Part three / Actinistia & Dipnoi. *Royal Scottish Museum, Information Service, Geology* 3: 126.

Hersh A. H. 1934. — Evolutionary relative growth in titanotheres. *American Naturalist* 68: 537-561.

Hesse R. & Sawh H. 1992. — Geology and sedimentology of the Upper Devonian Escuminac Formation, Quebec, and evaluation of its paleoenvironment: lacustrine versus estuarine turbidite sequence. *Atlantic Geology* 28: 257-275.

Hills M. 1978. — On the ratios - a response to Atchley, Gaskins and Anderson. *Systematic Zoology* 27 (1): 61-62.

Holmgren N. & Stensiö E. 1936. — Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen, und Fische: 233-500, *in* Bolk L. *et al.* (eds), *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, 4. Urhan und Schwarzenberg, Berlin, Wien.

Hubbs C. L. & Hubbs L. C. 1945. — Bilateral asymmetry and bilateral variation in fishes. *Paper of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters* 30 (1944): 229-310.

Hussakof L. 1912. — Notes on Devonic fishes from Scaumenac Bay, Quebec. *Bulletin of the Education Department of the New York State Museum* 158 (516): 127-139.

Huxley J. S. 1932. — *Problems of Relative Growth*. Methuen and Co. Ltd., 276 p.

Jaekel O. 1890. — Über *Phaneropleuron* und *Hemictenodus* n.g., zwei paläontologische Funde. Sitzungsber. *Gesellschaft Naturforschung Freunde Berlin* 1: 47-57.

— 1927. — Der Kopf der Wirbeltiere. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 27: 811-974.

Jardine N. 1969. — The observational and theoretical components of homology: a study based on the morphology of the dermal skull-roofs of rhipidistian fishes. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 1: 327-361.

Jarvik E. 1948. — On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. *Kungliga svenska Vetenskaps-Akademiens Handligar* 25: 1-301.

— 1950. — Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvö (East Greenland). Part 11: Crossopterygii. *Meddelelser om Grønland* 96 (4): 31-89.

— 1960. — *Théorie de l'évolution des Vertébrés, reconsidérée à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs*. Masson et Cie, Paris, 104 p.

— 1968. — The systematic position of the Dipnoi: 223-245, *in* Ørvig T. (ed.), *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. Almqvist and Wiksell, Stockholm.

— 1980. — *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Volume 1. Academic Press, London.

Jolicœur P. 1963a. — The degree of generality of robustness in *Martes americana*. *Growth* 27: 1-27.

— 1963b. — Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man. *Revue Canadienne de Biologie* 22 (3-4) : 409-432.

— 1963c. — The multivariare generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19 (3): 497-499.

Jolicœur P. & Heusner A. A. 1971. — The allometry equation in the analysis of the standard oxygen consumption and body weight of the white rat. *Biometrics* 27 (4): 841-855.

Jolicœur P. & Mosimann J. E. 1960. — Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth* 24: 339-354.

Jollie M. 1973. — *Chordate Morphology*. Robert E. Krieger Publishing Company, Huntington.

— 1981. — Segment theory and the homologizing of cranial bones. *American Naturalist* 118 (6): 785-802.

Kemp A. 1977. — The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 60: 223-258.

Krupina N. 1987. — Novaya dvoyakodyshashchaya ryba iz verkhnego devona Tul'skoy oblasti.

Paleontologicheskii Zhurnal 21: 40-47.
— 1988. — A new dipnoan fish from the Upper Devonian of the Tula Region. *Paleontological Journal* 21: 37-43.
Lehman J.-P. 1959. — Les Dipneustes du Dévonien supérieur du Groenland. *Meddelelser om Grønland* 160 (4): 1-58.
— 1966. — Dipnoi et Crossopterygii: 243-300, in Piveteau J. (ed.), *Traité de Paléontologie*, Tome IV, volume 3.
— 1975. — Quelques réflexions sur la phylogénie des Vertébrés inférieurs. *Collection internationale, CNRS*, n° 218 : 257-264.
Lehmann W. M. & Westoll T. S. 1952. — A primitive dipnoan fish from the Lower Devonian of Germany. *Proceedings of the Royal Society of London* (B) 140: 403-421.
Long J. A. 1992. — Cranial anatomy of two new Late Devonian lungfishes (Pisces: Dipnoi) from Mount Howitt, Victoria. *Records of the Australian Museum* 44: 299-318.
— 1993a. — Postcranial skeletons in Devonian lungfish and their bearing on dipnoan phylogeny. *Association of Australasian Palaeontologists*, K.S.W. Campbell Symposium, Abstracts Vol.: 12.
— 1993b. — Cranial ribs in Devonian lungfishes and the origin of dipnoan air-breathing. Memoirs of the *Association of Australasian Palaeontologists* 15: 199-209.
Long J. A. & Campbell K. S. W. 1985. — A new lungfish from the Lower Carboniferous of Victoria, Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 97: 87-93.
Maisey J. G. 1986. — Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics* 2 (3): 201-256.
Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes. *Journal of Morphology*, Centenial Supplement 1: 151-162.
Martin M. 1981. — Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. *Stuttgarter Beitraege zur Naturkunde*. B 69: 1-29.
Miles R. S. 1977. — Dipnoan (lungfish) skull and relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 61 (1-4): 1-327.
Morrison D. F. 1976. — *Multivariate Statistical Methods*, 2nd edition, McGraw-Hill Book Company.
Northcutt R. G. 1989. — The phylogenetic distribution and innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines: 17-78, *in* Coombs S., Gorner P. & Munz H. (eds), *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer Verlag, New York.
Olson E. C. 1951. — *Diplocaulus*, a study in growth and variation. *Fieldiana Geology* 11: 57-154.
Olson E. C. & Miller R. L. 1951. — Relative growth in paleontological studies. *Journal of Paleontology* 25 (2): 212-223.
Parent N. & Cloutier R. 1996. — Distribution and preservation of fossils in the Escuminac Formation: 54-78, *in* Schultze H.-P. & Cloutier R. (eds), *Devonian fishes and plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Dr. Pfeil Verlag, München.
Patten W. 1912. — *The evolution of the vertebrates and their kin*. Blakiston's, Philadelphia and London.
Patterson C. 1977. — Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton *versus* the endoskeleton, *in* Andrews S. M., Miles R. S. & Walker A. D. (eds), Problems in Vertebrate Evolution, *Linnean Society Symposium* Series 4: 77-121.
Pehrson T. 1949. — The ontogeny of the lateral line system in the head of dipnoans. *Acta Zoologica* 30: 153-182.
Pfleger F. B. 1940. — Relative growth and vertebrate paleontology. *American Journal of Science* 238: 643-662.
Pritchard J. J., Scott J. H. & Girgis F. G. 1956. — The structure and development of cranial and facial sutures. *Journal of Anatomy* 90: 73-86.
Richardson J. B. & McGregor D. C. 1986. — Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone Continent and adjacent regions. *Bulletin of Geological Survey of Canada* 364: 1-79.
Romer A. S. 1936. — The dipnoan cranial roof. *American Journal of Sciences* 32 (190): 241-256.
— 1966. — *Vertebrate Paleontology*, 3rd edition. University of Chicago Press.
Rosen D. E., Forey P. L., Gardiner B. G. & Patterson C. 1981. — Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167 (4): 163-275.
Schultze H.-P. 1969. — *Griphognathus* Gross, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch-Gladbach (Rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. *Geologica et Palaeontologica* 3: 21-61.
— 1977. — *Megapleuron zangerli*, a new dipnoan from the Pennsylvanian, Illinois. *Fieldiana Geology* 33 (21): 375-396.
— 1981. — Hennig und der Ursprung der Tetrapoda. *Paläontologische Zeischrift*, 55: 71-86.
— 1984. — Juvenile specimens of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881 (osteolepiform rhipidistian, Pisces) from the Late Devonian of Miguasha, Quebec, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 46 (1): 1-16.
— 1987. — Dipnoans as sarcopterygians, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes. *Journal of Morphology*, Centenial Supplement 1: 39-74.
— 1992. — Dipnoi: 1-46, *in* Westphal F. (ed.), *Fossilium Catalogus, Pars 131*. Kugler Public, Amsterdam.
Schultze H.-P. & Campbell K. S. W. 1987. —

Characterization of the Dipnoi, a monophyletic group, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp, N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology*, Centenial Supplement 1: 25-37.

Schultze H.-P., Cloutier R. & Marshall C. R. 1993. — Contrasting the use of functional complexes and isolated characters in understanding the evolution of lungfish. *Association of the Australasian Palaeontologists*, K. S. W. Campbell Symposium, Abstracts Volume: 21.

Schultze H.-P. & Marshall C. R. 1993. — Contrasting the use of functional complexes and isolated characters in lungfish evolution. *Memoirs of the Association of the Australasian Palaeontologists* 15: 211-224.

Schwartz P. 1963. — *Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes*, 3e édition. Éditions médicales Flammarion.

Spiegelman S. 1945. — Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis. *Quaterly Review of Biology* 20 (2): 121-146.

Stensiö E. A. 1947. — The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. *Kungliga svenska VetenskapsAkademiens Handligar*. 24 (3): 1-195.

Thomson K. S. 1975. — On the biology of cosmine. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 40: 1-59.

Thomson K. S. & Campbell K. S. W. 1971. — The structure and relationship of the primitive Devonian lungfishes. *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 38: 1-109.

Thomson K. S. & Hahn K. V. 1968. — Growth and form in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii). *Journal of Zoology* (London), 2156 (2): 199-223.

Van Valen L. 1962. — A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.

Vorob'eva E. I. & Minikh M. G. 1968. — Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates. *Paleontological Journal* 1968 (2): 217-227.

Vorob'eva E. I. & Obruchev D. V. 1967. — Subclass Sarcopterygii: 420-509, *in* Orlov Y. A. (ed.), *Fundamentals of Paleontology* [traduction anglaise de *Osnovy paleontologii*], *Agnatha, Pisces*, 11. Jerusalem.

Watson D. M. S. 1926. — The evolution and origin of the Amphibia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (B) 214: 189-257.

Watson D. M. S. & Day H. 1916. — Notes on some Paleozoic fishes. *Memoirs of the Proceedings Manchester Literary and Philosophical Society* 60: 1-52.

Watson D. M. S. & Gill E. L. 1923. — The structure of certain Paleozoic Dipnoi. Journal of the Linnean Society of London, *Zoology* 35: 123-216.

Weitzel K. 1927. — Conchopoma gadiforme Kner. Ein Lungfisch aus dem Rotliegenden. *Abhandlingen Senckenbergiana naturforschung Gesselschaften* 40 (2): 158-178.

Werdelin L. & Long J. A. 1986. — Allometry in the placoderm *Bothriolepis canadensis* and its significance to antiarch evolution. *Lethaia* 19: 161-169.

Westoll T. S. 1936. — On the structure of the dermal ethmoid shield of *Osteolepis*. *Geological Magazine* 73 (4): 157-171.

— 1949. — On the evolution of the Dipnoi: 121-184, *in* Jepsen G. L., Mayr E. & Simpson G. G. (eds), *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.

— 1950. — Some aspects of growth studies in fossils. *Proceedings of the Royal Society of London* (B) 137: 490-509.

White E. I. 1962. — A dipnoan from the Assise de Mazy of Hingeon. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 38 : 1-8.

— 1965. — The head of *Dipterus valenciennesi* Sedgwick and Murchison. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 11 (1): 1-45.

— 1973. — Form and growth in *Belgicaspis* (Heterostraci). *Palaeontographica* A 143: 11-24.

Whiteaves J. F. 1881. — On some remarkable fossil fishes from the Devonian rocks of Scaumenac Bay, Province of Quebec. *American Journal of Science and Arts* 21: 494-496.

Whiteaves J. F. 1887. — Illustrations of the fossil fishes of the Devonian rocks of Canada. Part 1. *Proceedings of the Transactions of the Royal Society of Canada* 4: 101-110.

Wiley E. O. 1981a. — *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley - Interscience, New York.

— 1981b. — Convex groups and consistent classifications. *Systematic Botany* 6 (4): 346-358.

Zittel K. V. von 1895. — *Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie)*. Druck und Verlag von R. Oldenbourg, München.

— 1902. — *Text-book of Palaeontology*, volume 2. Traduit et édité par C. R. Eastman. Macmillan and Co., London.

— 1911. — *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). II Abteilung Vertebrata*, 2nd ed. Druck und Verlag von R. Oldenbourg, München.

— 1932. — *Text-book of Palaeontology*, volume 2, 2nd ed. Traduit et édité par C. R. Eastman ; 2e édition anglaise révisée par A. S. Woodward, Macmillan and Co., London.

Manuscrit soumis pour publication le 13 mars 1995 ; accepté le 28 octobre 1995.

Les *Diplocynodon* (Reptilia, Crocodylia) de l'Orléanien (Miocène inférieur à moyen) de France

Léonard GINSBURG
Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Christian BULOT
La Guilbarderie, 17810 Nieul-les-Saintes (France)

MOTS CLÉS
Reptilia,
Crocodylia,
Miocène,
France,
Tertiaire,
Europe.

RÉSUMÉ
La découverte d'un crâne complet de *Diplocynodon* dans les sables de Bézian à La Romieu (Gers) permet d'identifier spécifiquement le petit crocodilien de la base de l'Orléanien (MN4) à *Diplocynodon styriacus*. Il diffère principalement du *Diplocynodon ratelii* de Saint-Gérand-le-Puy (MN2a) par un museau plus fin et plus allongé. L'analyse des caractères crâniens montre que *Diplocynodon* est à rattacher aux Crocodylinae.

KEY WORDS
Reptilia,
Crocodylia,
Miocene,
France,
Tertiary,
Europe.

ABSTRACT
The recent discovery of a complete skull of the crocodilian *Diplocynodon* in the continental sands of Bézian at La Romieu (Gers), the age of which is MN4, allows the specific determination of the *Diplocynodon* of the Orleanian time. It is identical to *Diplocynodon styriacus* of MN6. It differs chiefly from *Diplocynodon ratelii* from Saint Gérand-le-Puy (MN2a) by a slender, narrower snout. *Diplocynodon* is included in the Crocodylinae.

INTRODUCTION

Diplocynodon est un crocodilien de petite taille caractérisé principalement par le grand développement, en véritables crocs, des troisième et quatrième dents mandibulaires et des quatrième et cinquième dents maxillaires. Le genre est connu en Europe depuis l'Eocène moyen avec *Diplocynodon darwini* de Messel (Allemagne) jusqu'au Miocène supérieur avec *Diplocynodon levantinicum* de Radajewo en Bulgarie. En France il est principalement connu par l'espèce-type du genre, *Diplocynodon ratelii*, trouvée en assez grande abondance dans les calcaires à phryganes de la région de Saint-Gérand-le-Puy, dans l'Allier (MN2a). Plus haut dans la série stratigraphique, des spécimens épars – fragments de mandibules, dents isolées – ont été trouvés dans les sables de l'Orléanais (MN3 + MN4), mais jamais de pièce assez complète pour permettre une détermination spécifique. La pièce la plus complète était une mandibule des sables de l'Orléanais que Berg (1966, pl. 3, fig. 16) a figurée sous le nom de *Diplocynodon* cf. n.sp. En l'absence de crâne, il n'a pas osé aller plus loin dans sa détermination.
Nous avons retrouvé depuis deux crânes juvéniles à Artenay (MN4a) en 1964, ainsi qu'une tête d'adulte complète dans les sables continentaux de Bézian à La Romieu (MN4b), en 1984. Ce nouveau matériel nous permet d'avancer aujourd'hui une détermination plus précise.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Ordre CROCODYLIA Linné, 1758
Sous-ordre EUSUCHIA Huxley, 1875
Famille CROCODYLIDAE Cuvier, 1807
Sous-famille CROCODYLINAE Cuvier, 1807
Genre *Diplocynodon* Pomel, 1847

ESPÈCE-TYPE. — *Diplocynodon ratelii* Pomel, 1847.

DIAGNOSE. — Crocodile de taille modeste, troisième et quatrième dents mandibulaires à peu près égales et de taille beaucoup plus forte que les autres dents mandibulaires ; quatrième et cinquième dents maxillaires de même taille et plus fortes que les autres dents supérieures. Présence d'une forte échancrure sur la mâchoire supérieure à la limite prémaxillaire-maxillaire pour loger les deux crocs mandibulaires (dents 3 et 4). Espace important sur la mandibule entre les deux premières dents d'une part, et les dents n° 3 et 4 d'autre part. Absence de cloison médiane à la narine externe mais cloison médiane à la narine interne, qui est en position très reculée. Revêtement dermique important, constitué de plaques osseuses épaisses, fortement sculptées et munies d'une crête plus ou moins médiale. Les plaques dorsales sont disposées en trois rangées longitudinales de chaque côté de l'axe du corps. Présence de plaques ventrales non sculptées au niveau du thorax.

POSITION SYSTÉMATIQUE

La position systématique de *Diplocynodon* a suscité plusieurs commentaires. Parmi les auteurs modernes, Kälin (1955) l'a placé dans la sous-famille des Crocodylinae tandis que Thenius (1955), Romer (1956), Berg (1966), Kuhn (1968), Bufferaut & Cornier (1982) ainsi que Steel (1973) l'ont placé dans celle des Alligatorinae. Antunes & Ginsburg (1989) l'ont aussi placé chez les Alligatorinae, mais en soulignant que le problème de son appartenance à l'une ou l'autre sous-famille méritait une discussion plus approfondie, discussion justifiée lors ou après l'étude des nouveaux matériaux d'autres gisements de France (c'est-à-dire les matériaux d'Artenay et de Bézian qui sont l'objet et le prétexte au présent travail). Berg (1966) note que la plupart des caractères crâniens de *Diplocynodon* sont plus proches des Crocodylinae que des Alligatorinae mais penche finalement pour un rattachement aux Alligatorinae en raison de la plus grande ressemblance de son revêtement dermique avec les alligators.
Réexaminons donc ces arguments. En ne retenant que les caractères probants, nettement opposés dans les deux sous-familles, nous noterons que les Alligatorinae montrent les caractères suivants (avec indication symétrique, entre parenthèses, des caractères observés chez les Crocodylinae) :
1. La dent maxillaire la plus forte est la quatrième (la cinquième).
2. Absence d'échancrure à la mâchoire supérieure à la limite prémaxillaire-maxillaire pour loger la quatrième dent inférieure (présence d'une forte échancrure).
3. Série dentaire supérieure en position plus latérale que la série dentaire inférieure (les deux

séries dentaires sont au même niveau, de sotte que les dents supérieures et inférieures se chevauchent sur la même ligne).
4. Espace notable en arrière des quatrième, cinquième et sixième dents maxillaires, surtout en arrière de ces deux dernières (espace notable en arrière des cinquième, sixième et septième dents maxillaires).
5. Museau court, presque toujours large (museau généralement plus étroit et plus allongé).
6. Partie interne du processus rétroarticulaire convexe (concave).
7. Épine antérieure du quadratojugal absente ou très réduite (présente).
8. Partie du quadratojugal participant au bord de la fosse temporale inférieure large et à peine pointue (étroite et pointue).
9. Cloison médiane divisant en deux la narine externe (absence de cloison).
10. Narine interne avec cloison médiane (en général sans cloison médiane).
11. Crête sur le bord postérieur de la narine interne (absence).
12. Nasaux relativement longs, participant généralement au bord des narines externes (ne participent généralement pas, mais il y a des exceptions).
Chez *Diplocynodon*, on constate ;
1. La dent maxillaire la plus forte est la cinquième (comme chez les Crocodylinae).
2. Il y a une forte échancrure au niveau de la suture prémaxillaire-maxillaire pour loger la quatrième dent mandibulaire (comme chez les Crocodylinae).
3. Les séries dentaires supérieure et inférieure s'engrènent parfaitement, selon la ligne médiale des dents. En particulier, il y a, pour loger la dent antagoniste, un creux profond en arrière des dents maxillaires 5, 6, 7 et 8. Ces dépressions débordent parfois sur le côté interne du maxillaire, mais le point le plus profond de ces dépressions est toujours dans l'axe de la série dentaire supérieure.
Sur le crâne d'Artenay AR 690, il y a même une encoche entre les dents maxillaires 3 et 4, puis en arrière des dents maxillaires 5, 6, 7 et 8. Au-delà, en arrière des dents 9 et 10, il n'existe plus qu'une petite dépression faible et légèrement décalée vers l'intérieur du palais.
Sur le crâne d'Artenay Ar 693, il existe de même une dépression profonde en arrière des dents 5, 6, 7, 8 ; en arrière de la neuvième dent maxillaire il n'existe plus qu'une dépression bien plus faible et décalée du côté interne.
Sur le crâne de Bézian, il y a une dépression identique, profonde, en arrière des dents maxillaires 5, 6, 7 ; une dépression beaucoup plus petite et déplacée du côté interne existe en arrière respectivement des dents maxillaires 8, 9, 10, 11.
Sur le crâne de Saint-Gérand-le-Puy SG 539 des dépressions de même type existent en arrière des cinquième, sixième et septième dents maxillaires. Une dépression plus faible, et légèrement décalée intérieurement, existe en arrière de la huitième et, à peine marquée et plus décalée du côté interne, en arrière de la neuvième dent maxillaire.
Sur le maxillaire SG 553 de Saint-Gérand-le-Puy des dépressions identiques existent en arrière des cinquième et sixième dents ; l'alvéole qui suit la septième dent est moins profond et décalé légèrement du côté interne ; l'alvéole en arrière de la huitième dent est à peine marqué et bien décalé intérieurement.
Enfin, sur le maxillaire de Saint-Gérand-le-Puy SG 550 (Vaillant 1872, figs 15-16), qui est de très forte taille, les dents sont plus serrées entre elles et il n'existe aucun alvéole situé en arrière d'une quelconque dent, mais il n'y a pas de dépressions profondes pour loger les dents mandibulaires, qui devaient, vu la taille du spécimen, être également très fortes ; on note seulement une petite dépression faible et déplacée du côté lingual en arrière des cinquième, sixième, septième et, encore moins marquée, des huitième et neuvième dents. Sur le même maxillaire, la dépression pour loger la quatrième dent mandibulaire est profonde et située juste en avant de la première dent maxillaire, parfaitement dans l'axe des dents maxillaires.
On notera que sur un crâne juvénile de *Crocodylus niloticus* de notre collection, des alvéoles pour loger les dents antagonistes existent à la suite des première, deuxième, troisième, quatrième, sixième, septième dents maxillaires, mais celui situé en arrière de la huitième dent est beaucoup plus faiblement indiqué et légèrement décalé du côté lingual.
Il apparaît que chez *Diplocynodon*, du moins chez

TABLEAU 1. — Caractères crâniens de *Diplocynodon* par rapport aux Crocodylinae et aux Alligatorinae.

	Alligatorinae	Diplocynodon	Crocodylinae
1. Dent maxillaire la plus forte	4e	5e	5e
2. Forte échancrure à la limite Pmx-Max	–	+	+
3. Dents sup. et inf. sur la même ligne	–	+	+
4. Espace après la septième dent supérieure	–	±	+
5. Museau étroit et allongé	–	+	+
6. Face interne processus rétroarticulaire concave	–	+	+
7. Forte épine antérieure au quadratojugal	–	+	+
8. Partie du quadratojugal participant au bord de la fosse temporale inférieure étroite et pointue	–	+	+
9. Cloison médiane à la narine externe	+	–	–
10. Cloison médiane à la narine interne	+	+	±
11. Crête sur le rebord postérieur de la narine interne	+	–	–
12. Nasaux allongés, pointus, atteignant la narine externe	±	–	±

les formes du Miocène, les dents antérieures et médianes s'engrènent bien entre elles selon l'axe des dents maxillaires, mais il y a un léger déplacement vers l'intérieur des dents mandibulaires postérieures.

Ce caractère de l'occlusion dentaire est donc finalement du même type que chez les Crocodylinae.

4. Sur le matériel de Saint-Gérand-le-Puy, Artenay et Bézian, un espace important existe en arrière des cinquième, sixième et septième, voire huitième dents maxillaires, comme chez les Crocodylinae. Cependant, ce caractère semble moins marqué chez *Diplocynodon darwini*.

5. Par son allongement, le museau est plus proche du type Crocodylinae, dès l'Éocène.

6. La partie interne du processus rétroarticulaire de la mandibule est très nettement concave, comme chez les Crocodylinae.

7. Ce caractère est difficile à observer car le quadratojugal est rarement bien conservé. Chez *Diplocynodon darwini*, d'après le schéma donné par Berg (1986, fig. 1a), le quadratojugal semble incomplet au niveau de l'emplacement de la pointe antérieure. Sur le crâne de Saint-Gérand-le-Puy SG 539 (type de *Diplocynodon aeduicus*) il semble qu'il y ait, si la cassure n'est pas trompeuse, une petite épine antérieure. Sur le crâne d'Artenay Ar 690 il y a une petite pointe antérieure sur le quadratojugal gauche, et peut-être sur le droit. Sur le crâne de Bézian, le quadratojugal se termine en pointe émoussée près de la suture avec le carré. Enfin, il y a une épine bien nette sur le crâne de *Diplocynodon tormis* (Buscalioni *et al.* 1992, figs 4-5). La structure est donc du type Crocodylinae.

8. La partie antérieure du quadratojugal qui participe au bord postérieur de la fosse temporale inférieure est étroite et allongée, pointue du côté interne, comme chez les Crocodylinae.

9. Les narines externes ne sont pas cloisonnées, comme chez les Crocodylinae.

10. Il y a une cloison médiane séparant en deux les choanes comme chez certains Alligatorinae, mais aussi comme chez certains Crocodylinae (*Crocodylus niloticus*). Ce caractère n'est donc pas déterminant.

11. Il n'y a pas de crête limitant les choanes en arrière, comme chez les Crocodylinae.

12. Les nasaux sont étroits et ne participent pas (c'est le cas chez *Diplocynodon darwini*, ainsi que sur le crâne-type de *Diplocynodon steineri* et le crâne de *Diplocynodon ratelii* MA 2275 du Muséum de Bâle) ou participent à peine (comme

sur le crâne de *Diplocynodon ratelii* SG 539 du Muséum de Paris, ainsi que sur les crânes d'Artenay et de Bézian) à la formation du bord postérieur de la narine interne. Ce caractère rapproche donc encore *Diplocynodon* des Crocodylinae.

Aux caractères établis par Kälin (1933) lors de la création de la sous-famille des Alligatorinae, nous en ajouterons deux :

13. La face médiale de chaque hémimandibule est percée de trois ouvertures :

1) une haut placée, bordée par l'os coronoïde et l'os splénial, et nommée fenêtre supramecké-lienne (= fenêtre intermandibulaire supérieure = *fenestra intermandibularis medius*). Le rameau intermandibulaire median (*ramus intermandibularis medius*) du nerf trijumeau (V_3) l'emprunte ;

2) une placée plus bas, allongée et toujours bien développée, à la limite de l'angulaire et du splénial ; c'est la fenêtre inframeckélienne (ou fenêtre intermandibulaire inférieure = *fenestra intermandibularis caudalis*) pour le passage du *ramus intermandibularis caudalis* du V_3 ;

3) plus en avant et à mi-hauteur, au milieu du splénial, un foramen, dit foramen intermandibulaire antérieur (ou *foramen intermandibularis oralis*) par où passe le *ramus intermandibularis oralis* du nerf V_3 (Schumacher 1973, fig. 29 ; Iordansky 1973, fig. 11).

Chez *Crocodylus*, *Alligator* et *Diplocynodon*, la fenêtre inframeckélienne (= fenêtre intermandibulaire postérieure = *fenestra intermandibularis caudalis*) est bien développée. Il n'en est pas de même des deux autres ouvertures. Chez *Crocodylus*, la fenêtre supramecké-lienne (= fenêtre intermandibulaire supérieure = *fenestra intermandibularis medius*) est assez grande et forme une petite ouverture ronde de plusieurs millimètres de diamètre tandis que le foramen intermandibulaire antérieur est extrêmement réduit, juqu'à être difficilement repérable. Chez *Alligator* la situation est inverse : l'ouverture intermandibulaire supérieure est si réduite que le seul nom qu'elle porte est celui de « *foramen* » (et non de *fenestra*) *intermandibularis medius*, tandis que l'ouverture antérieure est toujours bien visible, quoique petite. Chez *Diplocynodon*, le *foramen intermandibularis oralis* est insignifiant voire invisible tandis que l'ouverture postéro-supérieure est bien développée en fenêtre (fenêtre intermandibulaire supérieure ou fenêtre supramecké-lienne). La disposition de ces deux ouvertures y est donc de type Crocodylinae.

14. Un dernier caractère porte sur les ostéodermes. Huxley (1859) a noté que les ostéodermes ventraux de *Crocodylus hastingsiae* (devenu *Diplocynodon hantoniensis*) sont divisés en deux par une cassure transversale comme chez les caïmans. Berg a privilégié ce caractère (Berg 1966 ; Keller & Schaaf 1988), ce qui l'a amené à placer *Diplocynodon* chez les Alligatorinae. Mais ce caractère est bien isolé parmi les autres caractères des plaques osseuses dermiques de *Diplocynodon*, chez qui la carapace dorsale est formée de plaques s'engrenant les unes sous les autres, l'avant de chaque plaque étant lisse et aminci pour venir sous l'arrière de la plaque située immédiatement en avant. Or rien de tel chez les *Crocodylus* et les *Alligator*, chez qui les plaques dorsales sont sculptées sur toute leur surface externe et isolées des plaques voisines. Les plaques dorsales des genres *Crocodylus* et *Osteolemus* se touchent, alors que celles des *Alligator* sont séparées. Il y a donc plus de ressemblance entre *Diplocynodon* et les Crocodylinae. Nous pensons que l'articulation supplémentaire, intra-ostéoderme, des plaques ventrales chez *Alligator* et *Diplocynodon* est plutôt un caractère acquis par convergence, et dont la signification est toute pratique : donner à la carapace plus de souplesse.

Une dernière remarque : la position systématique que nous proposons est peut-être précaire car de Broin (*in* Michard *et al.* 1990) suggère que *Diplocynodon* pourrait constituer une famille indépendante. Notons cependant que par certains caractères, les formes miocènes de *Diplocynodon* sont nettement plus « crocodiliennes » que les plus anciennes. Ainsi la partie du quadratojugal qui participe au bord postérieur de la fosse temporale inférieure est plus large chez *Diplocynodon darwini* que sur les spécimens d'Artenay ou de Bézian, se rapprochant par là un peu moins des Crocodylinae. De même les nasaux de *Diplocynodon darwini* paraissent plus larges que chez les formes plus récentes. Mais nous pensons qu'il n'est pas étonnant de trouver chez les représentants les plus anciens d'une

lignée des caractères encore proches de ceux d'une lignée-sœur, comme le sont les Alligatorinae par rapport aux Crocodylinae.

Diplocynodon styriacus (Hofmann, 1885)

Crocodilus (Alligator) styriacus Hofmann, 1885 : 33, pls XI-XV.

Synonymes :
Crocodilus butikonensis H. V. Meyer, 1856 : pl. XII.
Crocodilus steineri Hofmann, 1885 : 27, pls XI-XIII.

Autres références :
Diplocynodon styriacus – Thenius 1955. – Berg 1966 : pl. 3, figs 17-18.
Diplocynodon sp. – Berg 1966 : 37, pl. 3, fig. 16.
Diplocynodon cf. *styriacus* – Ginsburg & Janvier 1970 : 437.
Diplocynodon sp. – Antunes & Ginsburg 1989 : 85, pl. I, fig. r-6 ; 1989 pl. III, figs 1-6.

Cette espèce devrait *a priori* se nommer *Diplocynodon butikonensis* mais Thenius (1955) et Berg (1966) ont préféré le nom de *Diplocynodon styriacus*, le matériel mandibulaire attribué à cette espèce étant plus caractéristique. Nous les suivrons sur ce point.

DIAGNOSE. — *Diplocynodon* voisin de *D. ratelii* mais s'en distinguant par un crâne plus étroit ; formule dentaire 5+17/19, proportions du crâne l/L = 45 à 50. Région antérieure de la mandibule plus étroite avec angle des deux hémimandibules plus petit.

TYPE. — Mandibule de Schönegg près de Wies (Autriche), figurée par Hofmann (1885, pl. XIV, fig. 1) et Berg (1966, pl. 3, fig. 18). Collection Geol. Paläontol. Inst. Graz, n° 1886/XII/I.

ÂGE. — MN3? – MN4 – MN5.

MATÉRIEL. — La plupart des os du squelette, tant céphalique qu'appendiculaire, sont incomplets. Nous indiquons quand ils ne le sont pas.

Artenay (Loiret), MN4a.
Crâne : Ar 690 (complet : 241 x 107 mm), Ar 692 (subcomplet, privé de ses prémaxillaires ; l = 109 mm) ; prémaxillaire : Ar 1398 (complet), 6226 ; nasal : Ar 1385 ; maxillaire : Ar 6227-6228 ; jugal : Ar 1371 à 1378 (1371, 1374 et 1376 subcomplets) ; frontal : Ar 1390 à 1394 ; pariétal : Ar 1395 à 1397 ; postorbitaire : Ar 1386-1387 ; fragment comportant le frontal, le pariétal, le supraoccipital (subcomplets), le squamosal, le carré, l'exoccipital gauches (complets) : Ar 6224 (anc. coll. n° 49) ; fragment comportant le basioccipital, le basisphénoïde et la partie postéromédiane des ptérygoïdes ; Ar 1433 ; basioccipital : Ar 1383, 1384, 1433, 6247 (tous complets) ; carré : Ar 1414 ; dentaire : Ar 1356 à 1361, 1408 à 1410, 1413, 6221 à 6223, 6229 à 6231 ; angulaire : Ar 1360, 1363-1364, 1366 à 1370, 6233 à 6235 (1364 subcomplet) ; surangulaire : Ar 1379 à 1382 ; articulaire : Ar 1399 à 1406 (1399 à 1402, 1405-1406 subcomplets) ; dents isolées : Ar 920 à 1355 ; vertèbres : Ar 688, 706 à 715, 717 à 748, 4509, 4904-4905, 5501-5502, 5504 à 5526 ; scapula : Ar 1440 (subcomplète) ; coracoïde : Ar 1436 ; humérus : Ar 1416 à 1421 (1417-1418, 1420 complets) ; cubitus : Ar 1435, 1438 ; ilion : Ar 1437 (subcomplet) ; fémur : Ar 1422-1423 (subcomplets), 1424-1425, 1427 (subcomplet), 1428 à 1432 ; cinquième métatarsien : Ar 5483 (subcomplet) ; première phalange : Ar 9, 5489 à 5491 (complètes) ; ostéodermes : Ar 677 à 681, 694 à 705, 749 à 752, 759 à 887.

Aérotrain à Chevilly près d'Artenay (Loiret), MN4b.
Squamosal : Or 832 ; dentaire ; Or 831 ; articulaire : Or 833-834 ; dents isolées : Or 845 à 905 ; vertèbre : Or 835 ; ostéodermes : Or 838 à 844.

Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loir), MN4b.
Frontal : Ba 2997 (subcomplet), 2999 ; jugal : Ba 2996 (subcomplet), 3000 ; dentaire : Ba 3002 ; surangulaire : Ba 2998, 3001, 3004, 3008-3009 ; dents isolées : Ba 3141 à 3165 ; fémur : Ba 2994 (subcomplet), 2995 ; ostéodermes : Ba 3005-3006, 3010 à 3016.

Chevilly (Loiret), MN4b.
Jugal : CHE 113, 119 ; squamosal : CHE 114 ; ectoptérygoïde : CHE 117 ; dentaire : CHE 120 ; angulaire : CHE 112 (subcomplet) ; angulaire et splénial en connexion : CHE 116 ; surangulaire : CHE 123 ; troisième (ou quatrième) dent inférieure : CHE 121 ; ostéodermes : CHE 118, 122, 124-125, 128-129.

Orléanais (sans indication de localité), MN3 ou 4.
Maxillaire : Or 271 à 274 ; frontal : Or 269 ; jugal : Or 270 ; dentaire : Or 268a et b (avec n° 1884-4) (Berg 1966, pl. 3, fig. 16) (subcomplets) ; angulaire : Or 277 (subcomplet), 278 ; surangulaire : Or 276 (subcomplet) ; articulaire : Or 275.

Suèvres (Loir-et-Cher), MN4b.
Dent isolée : Or 906 ; vertèbre : Or 907 ; ostéodermes : Or 908 à 911.
Lasse (Maine-et-Loire), MN3 ou MN5.
Jugal : Fs 3502 ; frontal : Fs 3248.

Pontigné (Maine-et-Loire), MN3 ou MN5.
Maxillaire : Fs 5135 ; jugal : 5141 (Antunes & Ginsburg 1989, pl. I, fig. 6), 5590 ; frontal : Fs 3451, 4428, 5377, 5569 ; pariétal : Fs 5140, 5532-5533, Fs 5136 ; pariétal et supraoccipital en connexion (subcomplets) : Fs 5136 ; squamosal : Fs 3450, 3453 ; dentaire : Fs 5471, 5524 (Antunes & Ginsburg 1989, pl. III, fig. 1), 5571, 5573, 5578, 5587 ; angulaire : Fs

3249, 5131 (subcomplet), 5134, 5526 ; surangulaire : Fs 3520, 3530, 6260.

Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). MN5, peut-être remanié de MN3.
Dentaire : M 5205.

Saint-Michel-sur-Loire (Indre-et-Loire). MN3 ou MN5.
Surangulaire : Fs 5390.

Lasse, Pontigné, Noyant-sous-le-Lude, Dénezé-sous-le-Lude (Maine-et-Loire), Cléré-les-Pins, Savigné-sur-Lathan, Saint-Michel-sur-Loire (Indre-et-Loire), MN3 ou MN5. Dents isolées et ostéodermes (*cf.* Antunes & Ginsburg 1989 : 85).

Pellecahus à La Romieu (Gers), MN4b (bas).
Jugal : LRM 979 ; surangulaire : LRM 980 ; dent isolée : LRM 977 ; ostéodermes : LRM 978, 981.

Bézian à La Romieu (Gers), MN4b.
Tête complète (crâne et mandibule) BE 8401 - l. x l du crâne = 355 x 180 mm ; squamosal : LRM 78 (subcomplet), 82 ; basioccipital : LRM 75 (complet) ; dentaire : BE 7129, 7701 ; angulaire : BE 77 ; surangulaire : LRM 73 (complet) ; dents isolées LRM 1091 à 1097 ; ostéodermes : BE 8401 c à w ; vertèbre : LRM 57-58, 60, 69 ; plaques dermiques : LRM 79 à 81, 83-84 ; tibia : LRM 62.

Pontlevoy-Thenay (Loir-et-Cher), ancienne collection, MN5.
Ectoptérygoïde : FP 1561 ; carré : FP 1571, 1592 ; articulaire : FP 1461 ; humérus : FP 1356, 1574 (subcomplet), 1586 ; fémur : FP 1184-1185 ; métatarsien : FP 1566, 1584 ; vertèbre : FP 1189 à 1193, 1377, 1555.

Les Gandes à Thenay (Loir-et-Cher), fouilles 1977, MN5.
Frontal : FP 2843 ; dentaire : FP 2842, 2936, M 5204 ; angulaire : FP 2865 à 2867, 2939 ; dents isolées : FP 2833 à 2841, 2929 à 2935 ; vertèbre : FP 2844 ; ostéodermes : FP 2845 à 2852, 2938 ; humérus : FP 2862, 2940 ; fémur : FP 2864.

Bossée et Mantelan (Indre-et-Loire), MN5.
Cinq dents isolées (Lecointre 1910, pl. XI, figs 1-2) ; quatre ostéodermes (Lecointre 1910, fig. 5).

Description

Crâne (Figs 1-5)

Le crâne est allongé et en forme de triangle isocèle très étiré. Le museau est arrondi à l'avant et présente une constriction en arrière des prémaxillaires. L'orifice nasal externe est impair et unique, bien arrondi à l'avant comme à l'arrière.

Les orbites sont allongées et séparées des fosses temporales inférieures par une barre en retrait sur la face supérieure du crâne.

Les fosses temporales supérieures sont petites, en ovale légèrement allongé, creusées sur la table crânienne bien quadrangulaire.

Tous les os de la face supérieure du crâne sont profondément sculptés, sauf ceux qui sont en retrait par rapport au revêtement peaucier, c'est-à-dire la barre séparant l'orbite de la fosse temporale inférieure, le quadratojugal et les parties du jugal et du squamosal attenantes.

En *norma ventralis*, les fosses palatines sont très importantes. Elles occupent sensiblement les deux tiers de la moitié postérieure de la face inférieure du crâne. Leur bord antérieur se trouve au niveau de la dixième dent maxillaire. Les choanes, en position très reculée, sont placés au niveau de la partie postérieure des fosses temporales inférieures. Ils sont plus larges que longs, avec un bord dédoublé à l'avant et simple à l'arrière ; le bord postérieur forme une petite crête.

Prémaxillaire. Le prémaxillaire est un os allongé du côté médial et arrondi latéralement (relevé légèrement en vue latérale). L'orifice nasal est placé plus antérieurement que chez *Crocodylus*. Le toit de l'os est continu alors que chez *Crocodylus*, il est parfois percé d'un petit orifice correspondant au fond de la dépression ménagée pour loger la première dent mandibulaire.

Le prémaxillaire porte cinq alvéoles dentaires. Le premier est situé très près de la symphyse, le deuxième est séparé du premier par un espace important, occupé par un creux destiné à recevoir la dent antagoniste. Un espace important sépare le deuxième du troisième alvéole prémaxillaire, le troisième et le quatrième alvéoles dentaires ont un diamètre plus grand, correspondant à deux dents prédominantes, développées en crocs. Elles sont serrées l'une contre l'autre. Le cinquième alvéole est plus petit et suivi d'une forte dépression.

Maxillaire. Le maxillaire est un os allongé et étroit. La série dentaire est placée en position très externe comme chez *Crocodylus*. Le nombre des dents maxillaires est de dix-sept, sur le crâne de Bézian comme sur les deux crânes d'Artenay. Les dents les plus fortes, comme chez *Diplocynodon ratelii* et le type de *Diplocynodon steineri*, sont les quatrième et cinquième, puis les dixième, onzième et douzième. En arrière, les alvéoles sont

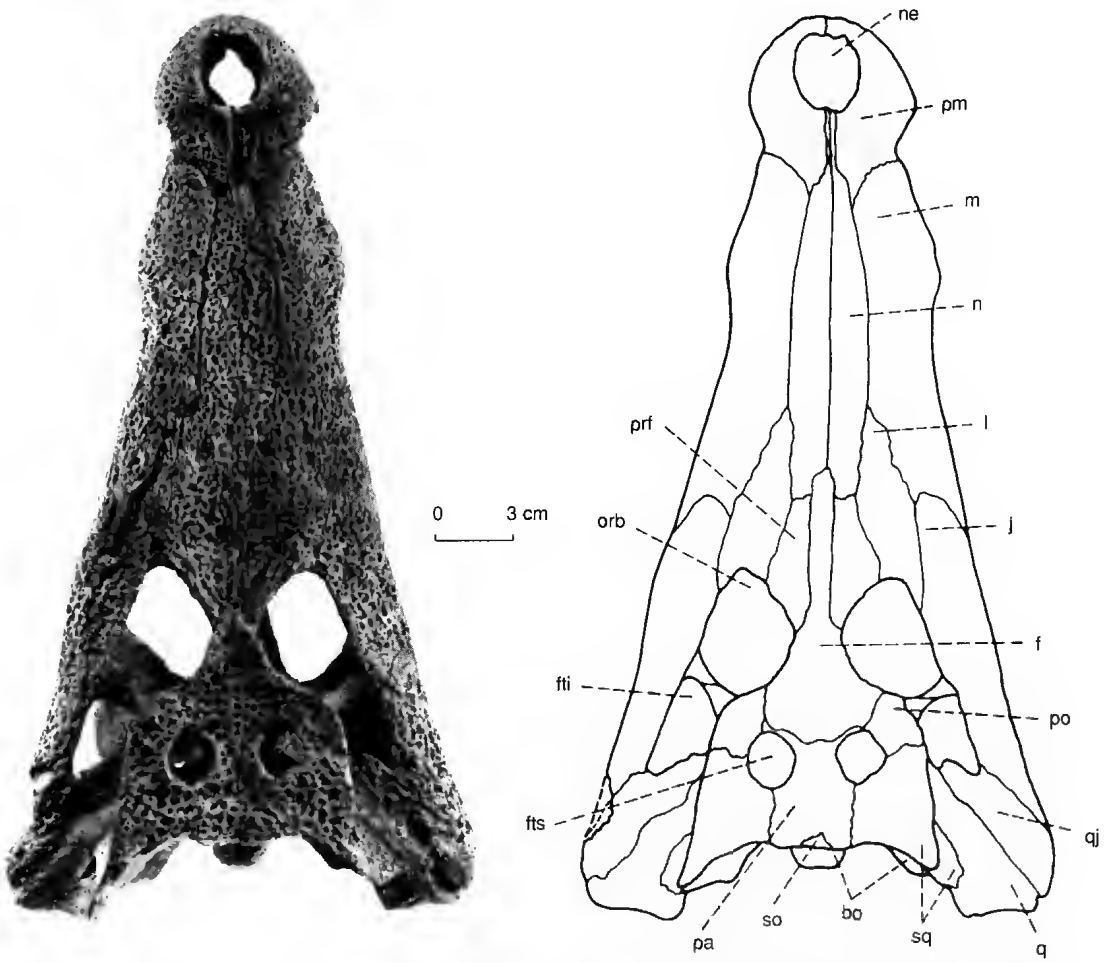


FIG. 1. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face supérieure. **Bo**, basioccipital ; **bs**, basisphénoïde ; **ch**, choanes (narines internes) ; **co**, condyle occipital ; **ec**, ectoptérygoïde ; **eo**, exoccipital ; **f**, frontal ; **faf**, foramen artère faciale ; **fcp**, foramen carotidien postérieur ; **fi**, foramen intertympanicum ; **fm**, foramen magnum ; **fV**, foramen nerf V ; **fVII**, foramen nerf VII ; **fIX**, foramen nerf IX ; **fX**, foramen nerf X ; **fXII**, foramen nerf XII ; **fp**, fenêtre palatine ; **fpt**, fenêtre post-temporale ; **fr**, frontal ; **fti**, fenêtre temporale inférieure ; **fts**, fenêtre temporale supérieure ; **io**, incisure otique ; **j**, jugal ; **l**, lacrymal ; **ls**, latérosphénoïde (= alisphénoïde) ; **m**, maxillaire ; **n**, nasal ; **ne**, narine externe ; **orb**, orbite ; **pa**, pariétal ; **pl**, palatin ; **pm**, prémaxillaire ; **po**, postorbitaire ; **pot**, prootique ; **prf**, préfrontal ; **pt**, ptérygoïde ; **q**, carré ; **qj**, quadratojugal ; **so**, supraoccipital ; **sq**, squamosal

régulièrement de plus en plus petits. Les maxillaires se rejoignent ventralement et forment en grande partie le plancher du palais.

Nasal. Les nasaux sont étroits, très allongés et se terminent en pointe, tant à l'avant qu'à l'arrière. Ils sont conjoints à l'avant et leur pointe extrême, très effilée, atteint le bord postérieur de la narine externe. En arrière, ils entrent en contact léger avec la pointe allongée en baguette du frontal.

Lacrymal. Les lacrymaux sont allongés, courts et étroits. Ils entrent en contact avec les nasaux et les maxillaires à l'avant, avec les préfrontaux médialement et enfin participent vers l'arrière, mais pour une faible part, au bord antérieur des orbites. Ils sont plus étroits que ceux de *Diplocynodon darwini*.

Préfrontal. Les préfrontaux sont plus allongés et plus étroits que les lacrymaux. Ils participent au bord antéromédian de l'orbite. Ils paraissent un peu plus étroits et allongés que chez *Diplocynodon darwini*, *D. gervaisi* et *D. ratelii*.

Frontal. Le frontal est un os impair, large à l'ar-

rière et terminé en baguette s'enfonçant à l'avant entre les préfrontaux jusqu'à atteindre les nasaux. Il est profondément sculpté sur sa face supérieure et il y a une véritable crête arrondie et en léger relief au-dessus de la cavité orbitaire.

Jugal. Les jugaux sont allongés, sculptés sur toute leur face dorsale et latérale. Ils forment la bordure de l'orbite et de la fosse temporale inférieure. La baguette osseuse continue qui sépare ces deux ouvertures est constituée moitié par le jugal, moitié par le postorbitaire et est séparée du toit crânien par un très fort ressaut.

Quadratojugal. Petit os mince, rarement bien conservé, entre le carré, le squamosal et le jugal, il participe au bord postérieur de la fosse temporale inférieure où il émet une petite pointe, comme chez *Crocodylus*. Sa partie postéroexterne est sculptée.

Postorbitaire. Petit os plat et fortement sculpté sur sa face supérieure, il entre en contact avec le frontal et le squamosal. Il forme le bord antérolatéral de la fosse temporale supérieure. Le bord antérolatéral de cette face supérieure, au coin de la table crânienne supérieure, forme un angle vif, presque à angle droit, entre le bord transversal et le bord latéral chez les sujets jeunes, puis s'arrondit chez les sujets plus âgés.

Squamosal. Os complexe qui va du toit crânien, où il forme le coin postérolatéral de la table crânienne, jusqu'aux abords immédiats de l'articulation avec la mandibule, où il coiffe le carré et est

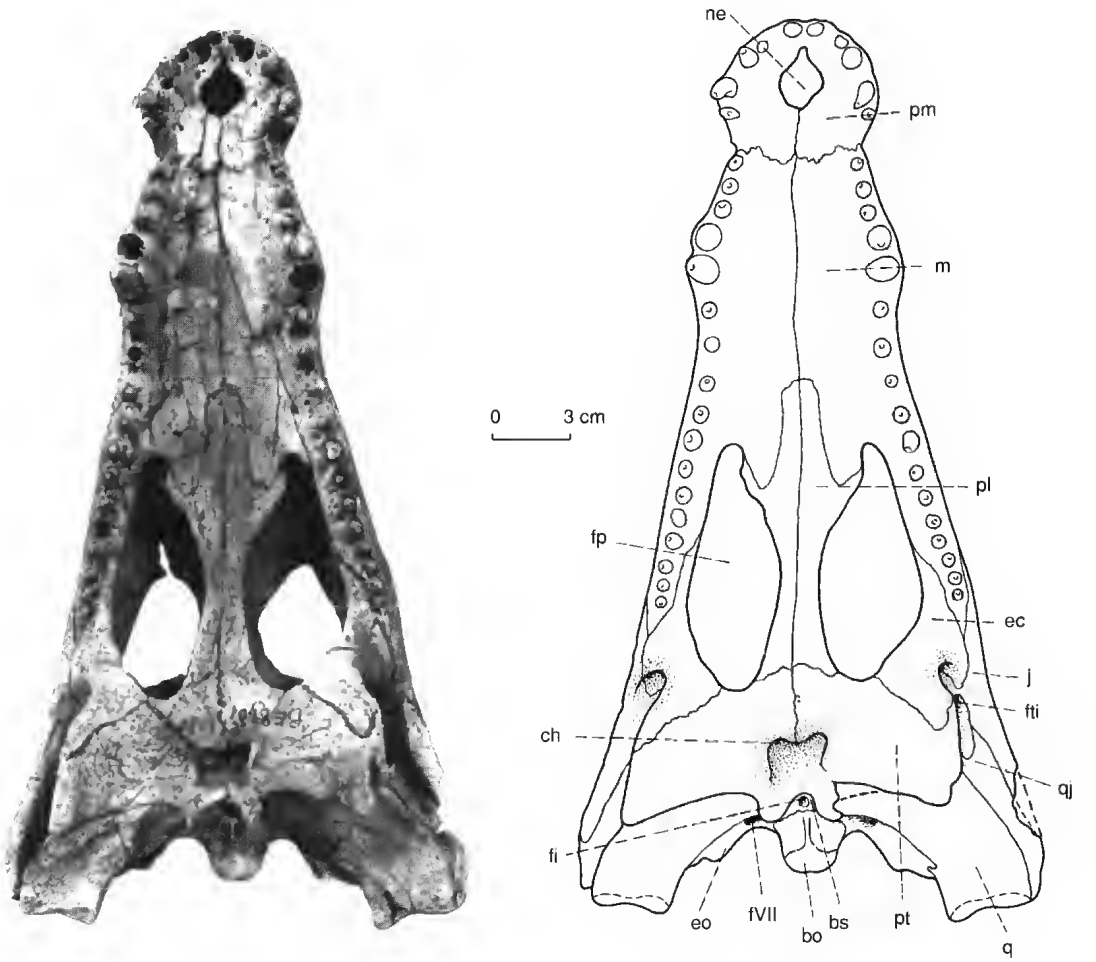


FIG. 2. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face inférieure. Légende : voir Fig. 1.

recouvert en partie par le quadratojugal. Sa partie supérieure est fortement sculptée et participe au bord postéromédial de la fosse temporale supérieure. Sa partie latérale et postérolatérale est lisse et inclinée vers le bas et l'arrière du crâne.

Pariétal. Le pariétal est un os impair situé en arrière du frontal. Il forme le bord médial des fosses temporales supérieures. Sa face supérieure est fortement sculptée.

Supraoccipital. Petit os impair, enfoncé en coin à l'arrière du pariétal sur la face supérieure du crâne où il forme une légère saillie impaire à l'arrière. Il participe surtout de la face postérieure du crâne où il porte une crête impaire et en fort relief, qui souligne bien, au-dessus du trou occipital, l'axe de symétrie du crâne.

Exoccipital. Les exoccipitaux occupent la plus grande partie de la face postérieure du crâne. Ils forment le bord supérieur du trou occipital.

Basioccipital. Os impair formant le bord inférieur du trou occipital et l'unique condyle articulaire avec la première vertèbre cervicale. Ce condyle, bien arrondi, forme un important relief en arrière de la face postérieure du crâne. Le basioccipital descend encore plus bas de chaque côté du condyle occipital et atteint presque le rebord entre la face postérieure et la face inférieure du crâne.

Palatin. En arrière des maxillaires, les palatins participent au toit du palais. Ils séparent les fosses palatines presque jusqu'à leur extrémité postérieure.

Ptérygoïde. Les ptérygoïdes sont des os larges, plats, formant en arrière des fosses palatines deux ailes inclinées vers le bas et vers l'arrière. C'est dans les ptérygoïdes, seuls, que s'ouvrent les choanes. Juste en arrière, ils sont séparés du basioccipital par le basiptérygoïde. De part et

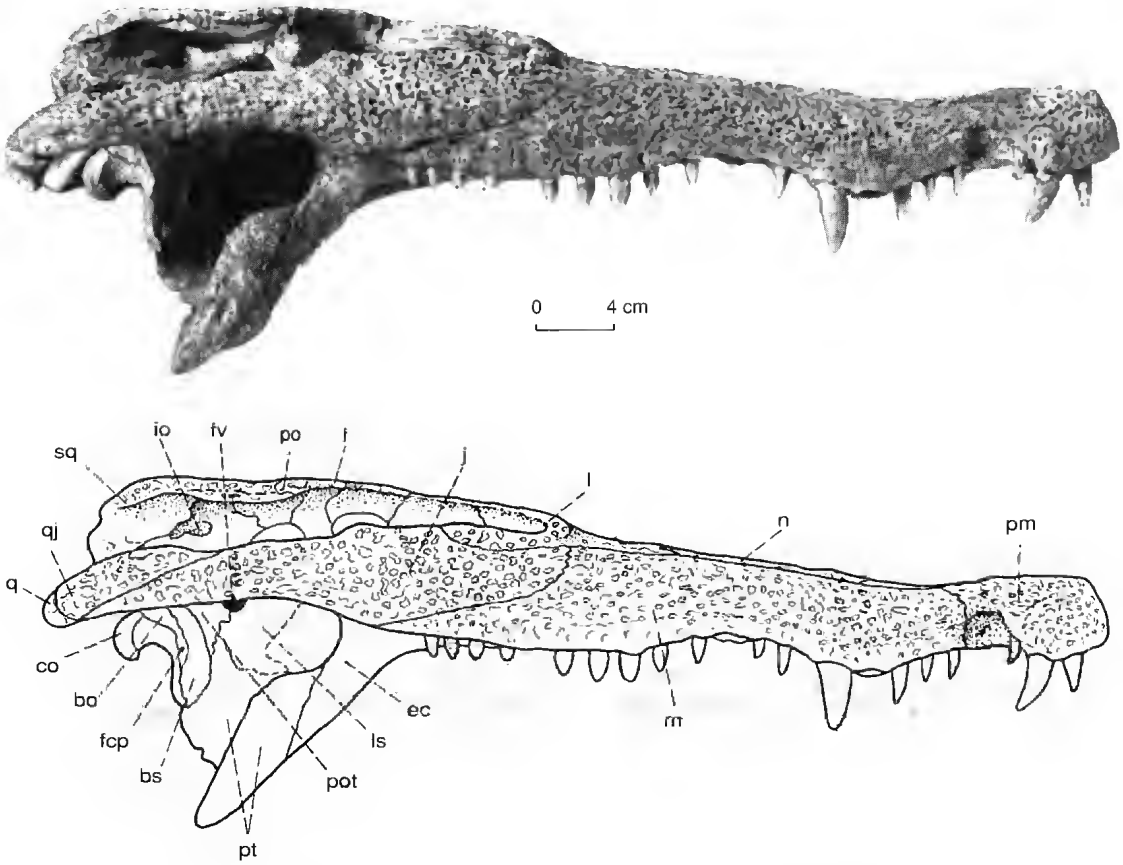


FIG. 3. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face latérale. Légende : voir Fig. 1.

d'autre de cet os, chaque ptérygoïde forme une aile libre du côté externe et est plaqué du côté médian le long du basioccipital, où il est retourné en vague.

Ectoptérygoïde. Situé entre le maxillaire, le jugal et le ptérygoïde, l'ectoptérygoïde est surtout visible sur la face ventrale du crâne. Son extrémité antérieure forme le bord postérolatéral de la fosse palatine et est en contact avec le maxillaire sur une distance correspondant au niveau des quatre dernières dents maxillaires, comme chez *Crocodylus*. Plus en arrière, comme chez ce dernier, il est relié à la face médiale du jugal sur une surface plus courte. L'ectoptérygoïde émet à l'arrière et vers le haut une petite apophyse qui participe à la base de la barre postorbitaire, mais qui est plus courte que chez *Crocodylus*. Sa partie moyenne forme une lame descendante qui est plaquée sous l'aile du ptérygoïde.

Basisphénoïde. Cet os impair n'apparaît en surface qu'en arrière des choanes où il sépare les ptérygoïdes du basioccipital. Il est percé en entonnoir par le *foramen intertympanicum*.

Prootique. Le prootique limite en arrière le foramen (ici énorme) pour le nerf trijumeau et est plaqué contre l'os carré avec lequel il est très tôt soudé. Ses limites sont difficiles à cerner.

Latérosphénoïde. Fragile, rarement conservé, ses limites sont, comme pour le prootique, difficiles à cerner.

Carré. Le carré est un os allongé transversalement, bien en contact avec le squamosal. Il forme, en une poulie renflée en boule aux deux extrémités, la surface d'articulation avec la mandibule. Sur la face ventrale du crâne il occupe la partie postérolatérale et forme le bord postéromédial de la fenêtre temporale inférieure ; il s'étend jusqu'au bord de la dépression au fond de laquelle s'ouvre la fenêtre ovale.

Mandibule (Figs 6-8)

Chaque hémimandibule est étroite, allongée, rectiligne, plutôt basse et largement ouverte médialement à l'arrière. La partie postérieure est creusée intérieurement en gouttière, la fosse de Meckel, où s'insèrent les muscles adducteurs de la mandibule. Cette déptession se prolonge en tunnel à l'avant pour s'ouvrir non loin de la symphyse mandibulaire. Elle forme alors une petite gorge allongée, ouverte du côté interne. La face externe de la mandibule est marquée de nombreuses sculptures. Vers l'arrière se trouve une ouverture allongée, elliptique, creusée aux dépens du dentaire de l'angulaire et du surangulaire : la fenêtre externe. Sur la face interne, un peu plus en avant, se trouvent deux ouvertures, beaucoup plus petites : la fenêtre inframeckélienne ou fenêtre intermandibulaire inférieure (= *fenestra intermandibularis caudalis*), limitée par le splénial et l'angulaire, et une seconde fenêtre plus petite, située plus haut et limitée par le coronoïde et le splénial, la fenêtre suptameckélienne ou fenêtre intermandibulaire supérieure (= *fenestra intermandibularis medius*). Cette dernière fenêtre existe chez *Crocodylus* et non chez *Alligator*. Enfin, les deux hémimandibules forment entre elles un

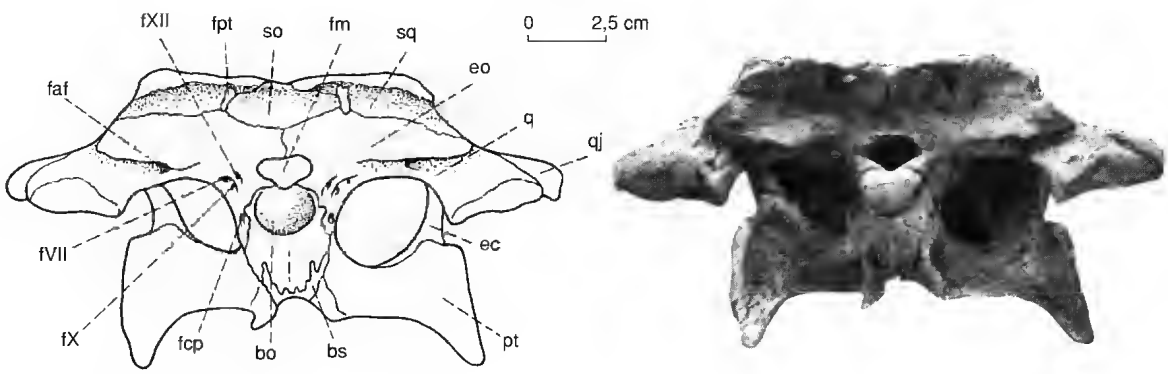


FIG. 4. — *Diplocynodon styriacus*. Crâne de Bézian (Be 8401), face postérieure. Légende : voir Fig. 1.

angle plus faible que chez les *Diplocynodon* plus anciens. Chaque hémimandibule comporte six os.

Dentaire. Os pair, allongé, il occupe les deux tiers de l'hémimandibule et porte la totalité des dents inférieures. Il est profondément sculpté sur sa face latérale. La symphyse est relativement longue et arrive en arrière au niveau de la quatrième dent mandibulaire.

Les deux dentaires forment entre eux un angle nettement plus aigu que chez *Diplocynodon rate-*

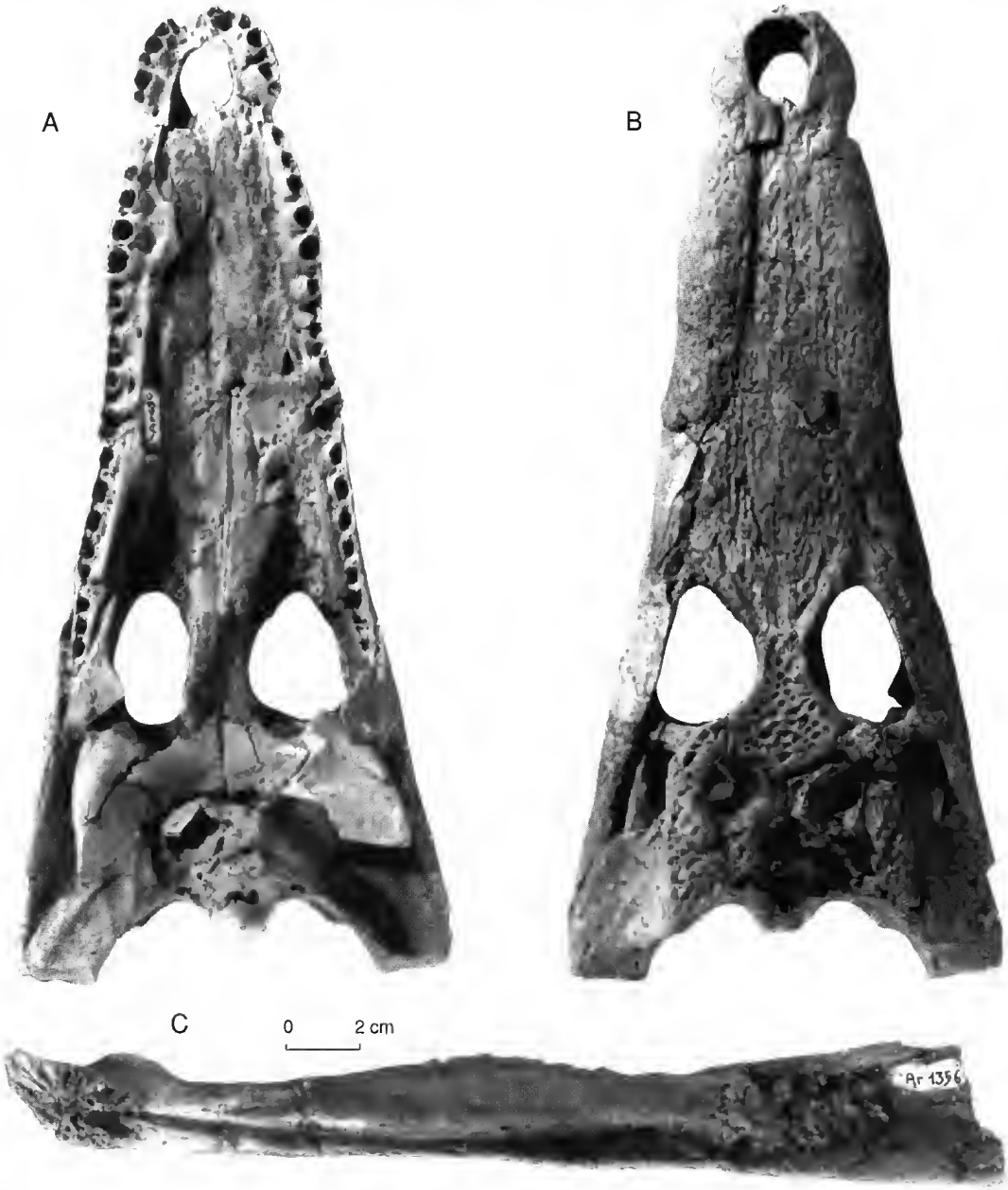


FIG. 5. — *Diplocynodon styriacus*. **A**, **B**, crâne juvénile d'Artenay (Ar 690) : **A**, face inférieure ; **B**, face supérieure. **C**, dentaire droit d'Artenay (Ar 1356), face linguale.

lii. À la hauteur de l'arrière de la symphyse mandibulaire, l'os est nettement plus étroit et arrondi que chez *Diplocynodon ratelii*, *D. gervaisi* et *D. darwini* où il y a sur la face supérieure une aire plate entre la série dentaire et la symphyse.
Les deux dentaires forment en avant une avancée en coin. Il y a dix-neuf alvéoles dentaires (tant sur la mandibule de Bézian que sur celle d'Artenay et sur celle de l'Orléanais figurée par Berg 1966, pl. III, fig. 16). La première dent est située très en avant et très près de la symphyse mandibulaire. La deuxième est séparée de la première comme de la troisième par un diastème important. Les troisième et quatrième dents sont les plus fortes et ce caractère est à l'origine du nom du genre. Elles sont très rapprochées l'une de l'autre ; leur pointe loge d'ailleurs dans la même encoche ménagée sur la mâchoire supérieure à la limite du prémaxillaire et du maxillaire. Les dents postérieures sont plus petites et séparées de petits diastèmes, légèrement plus importants en arrière de la sixième et de la septième dent, puis plus courts. Les alvéoles sont plus larges, correspondant à des dents plus grosses, pour les dixième, onzième et douzième dents, puis sont de plus en plus petits. L'arrière du dentaire forme le bord de la fenêtre mandibulaire externe. Sur sa face interne, il reçoit le spénial. En avant de ce contact existe une gorge étroite et profonde, parallèle au bord inférieur, et qui va jusqu'à la symphyse mandibulaire.

FIG. 6. — *Diplocynodon styriacus*. Mandibule de Bézian (Be 8401), face occlusale.

Angulaire. Os impair, allongé, sculpté sur sa face latérale, et largement convexe sur sa face inférieure. Il participe au bord inférieur et postérieur de la fosse de Meckel. Sur sa face inférieure il est recourbé en gouttière et rejoint le splénial.
Splénial. Os pair, lisse, plaqué contre la face interne du dentaire, il n'atteint pas la symphyse mandibulaire.
Coronoïde. Le coronoïde est un petit os plat situé sur la face interne de la mandibule. Il participe au bord antérieur de l'ouverture antérieure de la fosse de Meckel. En avant, il borde chez *Crocodylus* une petite fosse accessoire. Sur nos fossiles, l'os n'est pas conservé à ce niveau.
Surangulaire. Os impair, sculpté sur sa face latérale, le surangulaire forme le bord supérieur, allongé, de la fenêtre externe. Sa face supérieure est étroite et plate dans ses deux tiers postérieurs ; plus en avant elle est arrondie.
Articulaire. Posé sur le surangulaire, il assure l'articulation avec le crâne. En arrière de l'articulation, une longue apophyse, dite apophyse rétroarticulaire, est longitudinalement divisée en deux cupules par un ensellement. La partie interne forme une mince apophyse horizontale détachable du corps de l'os. La surface articulaire (avec le carré) est plus réduite et constituée aussi de deux cupules jumelles, mais séparées l'une de l'autre par un ensellement plus ample.

Dents
Les dents sont simples, courtes, coniques et sans racine. Elles ont deux carènes en faible relief, l'une à l'avant, l'autre à l'arrière. Les dix premières dents de chaque mâchoire sont faiblement recourbées du côté interne.

Squelette dermique (Fig. 9)
Comme chez *Diplocynodon ratelii*, le cou et le dos, ainsi qu'une portion du thorax, sont recouverts d'ostéodermes ou plaques dermiques. Toutes les plaques sont profondément sculptées sur la face externe.

Les plaques nuchales sont en forme de toit, dont le faîtage est marqué par une forte crête sur la face dorsale. Elles sont rectilignes à l'avant et médialement ; le troisième côté dessine une grande courbe, à concavité dirigée postérolatéralement.
Les plaques dorsales étaient disposées en cinq rangées parallèles (chiffre inféré d'un squelette complet de Messel *in* Keller & Schaal 1988 ; celui de Venelles *in* Bufferaut & Cornée 1982, pl. 1) dans le sens longitudinal, de chaque côté du plan de symétrie du dos. L'avant offre une bordure lisse orientée transversalement. Une forte crête longitudinale, presque symétrique dans la

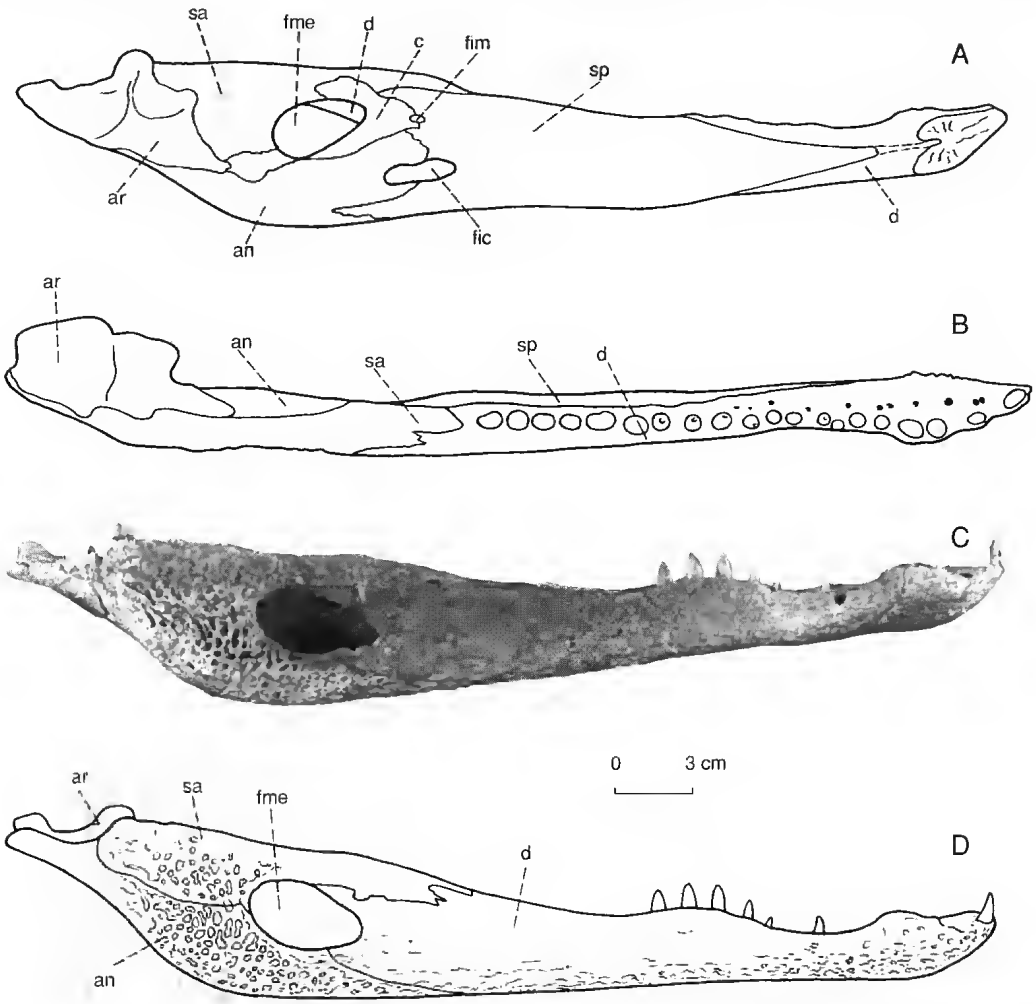


FIG. 7. — *Diplocynodon styriacus*. Mandibule de Bézian (Be 8401). **A**, hémimandibule gauche, face médiale. **B-D**, hémimandibule droite : **B**, face occlusale ; **C**, **D**, face latérale. **an**, angulaire ; **ar**, articulaire ; **c**, coronoïde ; **d**, dentaire ; **fic**, fenêtre intermandibulaire caudale ; **fim**, fenêtre intermandibulaire médiane ; **fme**, fenêtre mandibulaire externe ; **sa**, surangulaire ; **sp**, splénial.

rangée la plus centrale, est décalée vers l'extérieur sur les deuxième et troisième rangées et disparaît sur les deux dernières. À l'avant du dos, elles ont un contour quadrangulaire, à l'arrière elles deviennent plus petites et plus ovalaires.

Les plaques ventrales sont sculptées de petites fosses plus courtes et il n'y a pas de crête longitudinale.

L'armure dermique de *Diplocynodon* est originale et assez différente tant de celle de *Crocodylus* que de celle d'*Alligator*. Chez ces deux formes, les ostéodermes dorsaux sont sculptés sur toute leur face externe et ne se chevauchent pas, tandis que les ostéodermes ventraux présentent en avant un rebord lisse qui s'enfonce sous la plaque placée juste devant. Chez *Diplocynodon*, les ostéodermes dorsaux présentent en avant une bordure lisse et amincie qui s'enfonce sous la plaque placée antérieurement tandis que les plaques ventrales présentent la même disposition que chez *Crocodylus* et *Alligator*.

Les plaques dorsales lisses et amincies en avant se retrouvent, à l'état d'ébauches, chez *Leidyosuchus* (Mook 1925, fig. 47 F, I) qui est considéré comme un Crocodylinae crétacé par la plupart des auteurs (Kälin 1955 ; Romer 1956 ; Kuhn 1968).

Rapports et différences

Le crâne de Bézian et ceux d'Artenay sont proportionnellement plus allongés que ceux de *Diplocynodon ratelii*. Il n'y a pas d'amorce de cloison médiane des narines externes, ni antérieure ni postérieure chez l'adulte, mais seulement un petit retour en avant du rebord postérieur de la narine, le long du plan médian, chez les individus juvéniles d'Artenay. L'encoche qui, à la limite du prémaxillaire et du maxillaire, sert de logement aux troisième et quatrième dents mandibulaires, est plus accentuée que chez *Diplocynodon ratelii*, mais de même importance que sur le type de *Diplocynodon steineri* (Hofmann 1885, pl. XII, fig. 2). Les dents ont les mêmes proportions entre elles. En face ventrale, les fosses palatines et les choanes ont la même position et les mêmes caractères que chez l'espèce de Saint-Gérand-le-Puy.

Par comparaison à *Diplocynodon ratelii*, la mandibule est plus étroite et plus pointue vers l'avant. L'angle que forment entre eux les deux dentaires est nettement plus faible, comme on peut le constater sur la mandibule de Schönegg (type de *Diplocynodon styriacus*) figurée par Hofmann (1885, pl. XIV, fig. 1) et Berg (1966, pl. III, fig. 18) et, au niveau du point le plus postérieur de la symphyse mandibulaire, la largeur de chaque dentaire est plus petite. La symphyse mandibulaire arrive légèrement plus en arrière que chez *Diplocynodon ratelii*.

Par contre, la morphologie et les proportions diverses (voir tableau 2) sont identiques ou extrêmement proches de celles des pièces d'Eibiswald.

Il appert donc que la forme de Bézian et d'Artenay est assez nettement différente de celle de Saint-Gérand-le-Puy et, au contraire, à peu près identique aux formes autrichiennes de la MN5. Nous la placerons donc dans l'espèce *Diplocynodon styriacus*.

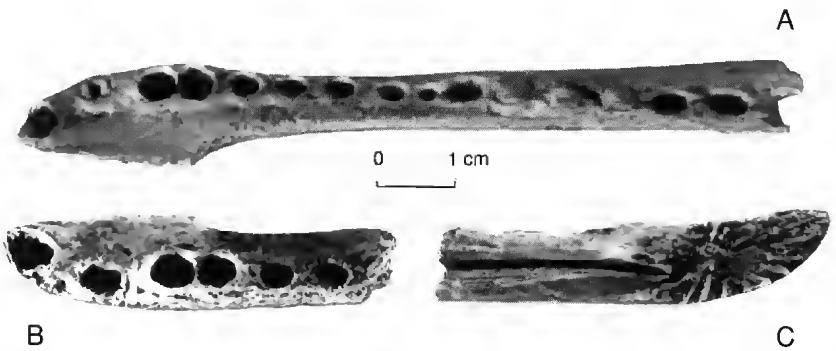


Fig. 8. — **A**, dentaire droit juvénile de Bézian (Be 7701), face occlusale. **B**, **C**, dentaire gauche juvénile d'Artenay (Ar 1367) ; **B**, face

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DE *Diplocynodon styriacus*

Les gisements ayant livré les pièces-types de *Diplocynodon styriacus* et de *Diplocynodon steineri* sont considérés comme du même âge qu'Eibiswald, qui est placé dans la MN5 (De Bruijn *et al.* 1992). Bézian est de l'âge de La Romieu classique (MN4b) et Artenay un peu plus bas (MN4a). Par contre, les pièces trouvées dans les faluns sont difficilement datables. En effet, ces couches marines contiennent des faunes contemporaines de la mer des faluns (MN5) mais renferment aussi, dans les faluns situés au nord de la Loire, un fort contingent de pièces remaniées des sables continentaux sous-jacents qui sont datés de la MN3a (Ginsburg 1989). De toutes les pièces de *Diplocynodon* provenant de ces faluns, la seule déterminable au niveau spécifique est le fragment antérieur de dentaire gauche (Fs 5524) figuré par Antunes & Ginsburg (1989, pl. III, fig. 1) et qui provient de Pontigné. L'angle étroit que fait l'axe de ce dentaire avec le plan de la symphyse ainsi que le peu de largeur de ce dentaire au niveau de la pointe arrière de la symphyse indiquent nettement qu'il s'agit de *Diplocynodon styriacus*. Pontigné, qui vient d'être réétudié récemment (Ginsburg & Bonneau

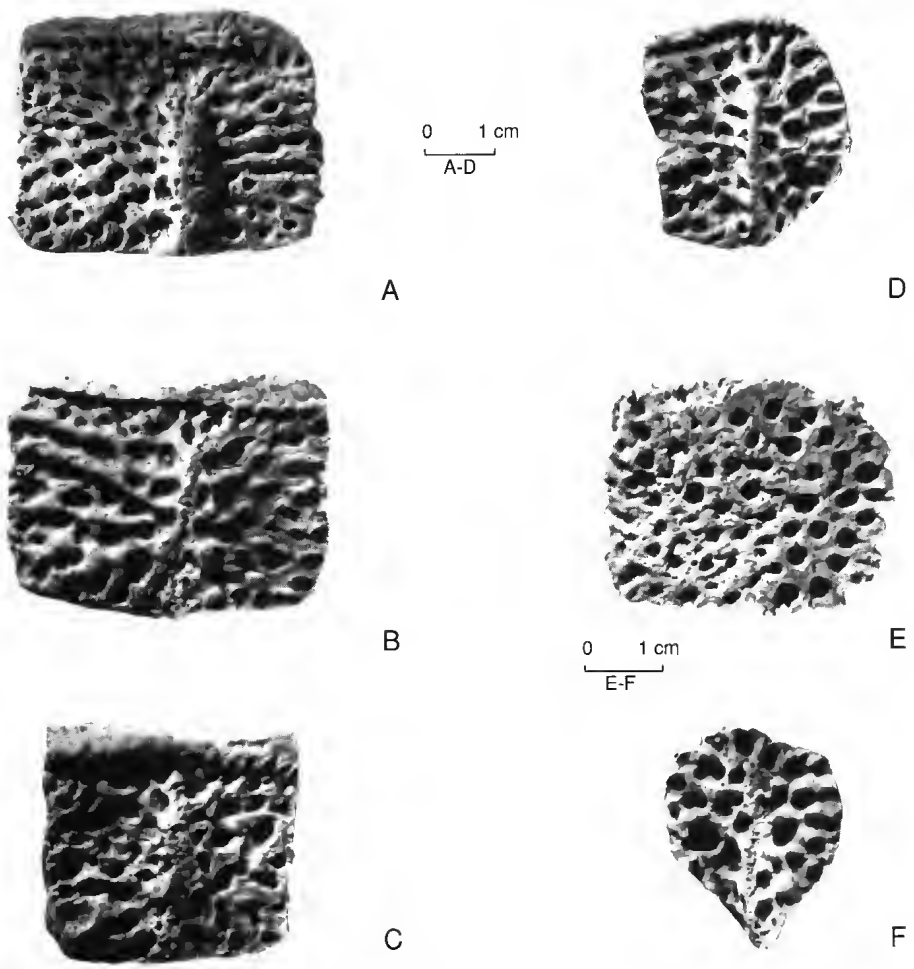


FIG. 9. — *Diplocynodon styriacus*. Ostéodermes de Bézian, face externe. **A-C**, plaques dorsales droites (Be 8401 c, d, e). **D**, **E**, plaques latérales droites (Be 8401 j, n). **F**, plaque ventrale (Be 8401 p).

TABLEAU 2. — Tableau des formules dentaires et proportions des différentes espèces de *Diplocynodon*. Colonne 1 : proportion du crâne 100 x l/L. L = longueur du crâne ; l = largeur du crâne. Colonne 2 : formule dentaire = nombre de dents prémaxillaires + nombre de dents maxillaires, sur nombre de dents mandibulaires. Colonne 3 : proportion de la mandibule 100 x h/l_1. h = hauteur de la mandibule au niveau du diastème entre la septième et la huitième dent. l_1 = distance prise de l'espace séparant la troisième de la quatrième dent à la pointe de la dixième dent mandibulaire (*cf.* Berg 1966, fig. 3). Colonne 4 : proportion de la symphyse mandibulaire (*cf.* Berg 1966, fig. 3). 100 x L/h.

Espèces	Crâne l/L	Formule dentaire	Mandibule h/l_1	Symphyse L/h
D. levantinicus	–	–	28	210
D. styriacus	45-50	5+?18 / 19	27	245
D. styriacus Bézian	50	5+17 / 19	22,7-30,6	222-297
D. styriacus Artenay	44	5+17 / 19	23,6-27,7	[235]-268
D. rateli	55	5+16-17 / 17-19	24-28	210-230
D. gervaisi	60	? / 19	27,5-29,5	232
D. hantoniensis	60	5+17 / 20	30-40	180-185
D. tormis	45	5+17 / 19-20	–	–
D. darwini	60-65	5+18 / 20-23	40-50	170-190

1995) est typique d'un gisement renfermant à la fois des fossiles d'âge MN5 et d'autres d'âge MN3. Il y a à la base des couches continentales de l'âge de celles des Beilleaux et de La Brosse (MN3a) et au-dessus du falun langhien. La pièce Fs 5524 provient certainement de la couche supérieure car elle a la patine noire, caractéristique des pièces des faluns et a été récoltée à une époque où les sables continentaux sous-jacents n'affleuraient pas. Mais la couche supérieure (le falun langhien) contient à la fois des pièces d'âge langhien et des pièces remaniées provenant des couches sous-jacentes continentales. On ne peut donc pas dire de quel niveau la pièce Fs 5524 provient et si elle a été ou non remaniée.

En conclusion, la seule certitude est que *Diplocynodon styriacus* est connu dans la MN4 (Artenay, Bézian) et la MN5 (Styrie). Les quelques dents retrouvées à Sansan (MN6) appartiennent à *Diplocynodon* mais on ne peut affirmer qu'il s'agisse de la même espèce, ce qui est cependant hautement probable. Nous les désignerons comme *Diplocynodon* cf. *styriacus*.

PHYLOGÉNIE DU GENRE *Diplocynodon*

Un nombre assez élevé d'espèces ont été décrites dans le Tertiaire d'Europe : ce sont principalement *Diplocynodon hallensis*, *D. darwini* et *D. ebertsi* de l'Éocène moyen, *D. hastoniensis* de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène inférieur, *D. gervaisi* de l'Oligocène inférieur, *D. ratelii*, *D. gracilis* et *D. aeduicus* du Miocène inférieur (MN2), *D. styriacus*, *D. steineri et D. butikonensis* de la fin du Miocène inférieur et du Miocène moyen, enfin *D. levanticinus* du Miocène supérieur (ou du Pliocène).

Nous ne tiendrons pas compte des formes attribuées autrefois à *Diplocynodon* et que Berg (1966 : 42) a déjà rejetées de ce genre (*D. bolcensis*, *D. depressifrons*, *D. haeckeli*, *D. rollinati*, *D. vicetinus et D. plenidens*). Nous avons vu plus haut que *D. gracilis* et *D. aeduicus* sont les synonymes juniors de *D. ratelii* et que *D. styriacus*, *D. steineri* et *D. butikonensis* ne font qu'un.

Le plus ancien gisement ayant livré des restes de *Diplocynodon* est Cernay, dans le Paléocène

(Russell *et al.* 1982). Cette forme n'a malheureusement pas encore été décrite.

Dans le Lutétien, l'espèce la mieux connue est *Diplocynodon darwini* (Ludwig 1877). Elle provient de Messel où plusieurs crânes et deux squelettes complets ont été découverts (Keller & Schaal 1988, figs 167-169). Du même gisement de Messel provient un matériel moins important rapporté à une autre espèce : *Diplocynodon ebertsi* (Ludwig 1877). Berg (1966) l'a examiné en détail et a beaucoup hésité sur une possible mise en synonymie. Les deux formes ont la même taille, les mêmes proportions du crâne et de la mandibule, les mêmes implantations dentaires et proviennent du même gisement. Les deux seules différences observées sont relatives aux dents :

– chez *D. ebertsi*, les troisième et quatrième dents prémaxillaires ainsi que les neuvième et dixième dents maxillaires sont, avec un diastème basal supérieur, plus fortes que leurs homologues de *D. darwini* alors que les autres dents prémaxillaires, maxillaires et mandibulaires sont de même taille ;

– l'autre caractère porte sur l'émail dentaire, qui est cannelé chez *D. ebertsi* et lisse chez *D. darwini*, encore que chez cette dernière espèce il y ait occasionnellement des cannelures (certes faibles, mais nettes).

Les différences de force de certaines dents peuvent assez simplement s'interpréter comme des différences liées au sexe. Une telle interprétation ne peut être appliquée pour le cas des cannelures, mais ici encore l'argumentation n'est pas probante car il y a des intermédiaires indiscutés. On ne peut donc guère échapper à la pensée qu'il s'agit seulement de variations individuelles. On voit mal comment écologiquement deux formes appartenant à un même genre, de même taille, auraient pu coexister dans un même gisement, d'autant qu'il y avait déjà dans le même gisement au moins trois autres crocodiliens bien caractérisés (*Allognathus haupti*, *Pristichampsus rollinati* et *Asiatosuchus germanicus*). Nous proposons donc de mettre *D. ebertsi* en synonymie avec *D. darwini*.

De la même époque, mais du gisement voisin de Geiselthal, a été décrite une espèce de *Diplocynodon* : *D. hallensis* Kuhn, 1938. Berg note que cette espèce ressemble de très près à *D. darwini*. La taille est la même, les proportions du crâne sont les mêmes. Les dents, dont on n'a pas le nombre exact, semblent cependant un peu plus nombreuses : deux de plus à chaque mâchoire. Ces différences ne nous paraissent pas suffisantes pour valider une séparation spécifique. Aussi, en attendant un autre verdict qui ne peut venir que de l'étude d'un matériel nouveau, nous considérerons *D. hallensis* comme un synonyme junior de *D. darwini*.

Un peu plus haut dans la série stratigraphique, une autre espèce a été décrite, provenant des Lower Headon Beds du Hordwell dans le Hampshire en Angleterre : *D. hantoniensis*. Elle provient donc du Ludien. Le crâne a les mêmes proportions que celui de *D. darwini*, les dimensions générales et le nombre des dents sont comparables mais la mandibule est proportionnellement plus basse et surtout une forte encoche apparaît entre la dernière dent prémaxillaire et la première dent maxillaire pour servir de logement aux deux crocs de la mâchoire inférieure. Ce caractère se retrouvera chez toutes les espèces plus récentes et on peut le considérer comme une apomorphie qui apparaît au Ludien.

Cependant, ce caractère est encore inconstant

TABLEAU 3. — Répartition stratigraphique des *Diplocynodon*.

Miocène	MN7-10	*D. levanticum*	
	MN6		*D.* cf. *styriacus*
	MN4-5		*D. styriacus*
	MN3		
	MN2		*D. ratelii*
	MN1		
Oligocène			*D. gervaisi*
Éocène	supérieur	*D. tormis*	*D. hastoniensis*
	moyen		*D. darwini*
	inférieur		
Paléocène		*Diplocynodon* sp	

dans le Hordwell et c'est sur ce point que Wood (1849) a distingué deux espèces dans ce gisement, *D. hantoniensis* ne présentant pas d'encoche visible en *norma dorsalis* et *C. hastingsiae* n.sp. en présentant une très accentuée, bien visible en *norma dorsalis*. Nous retiendrons l'espèce *D. hantoniensis* (Wood, 1844) comme seule valide et *C. hastingsiae* comme un synonyme junior.

Diplocynodon gervaisi (Aymard, 1856) provient de l'Oligocène inférieur de Ronzon. Les proportions du crâne figuré par Berg (1966, pl. 2, fig. 11) sont les mêmes que ceux de *D. darwini* et *D. hantoniensis*, la hauteur de la mandibule, en fonction de sa longueur, est la même que chez *D. hantoniensis* et l'échancrure de la mâchoire supérieure au niveau de la limite prémaxillaire-maxillaire est aussi nettement présente que chez *D. hantoniensis*. Deux caractères différents sont cependant visibles sur la figure donnée par Berg (1966, pl. 2, fig. 11) : d'une part les orbites sont plus larges, avec rétrécissement de la largeur du maxillaire à ce niveau, d'autre part les fosses temporales supérieures sont plus rondes. Nous possédons, de plus, dans les anciennes collections de l'École des Mines de Paris aujourd'hui déposées au Muséum de Paris, les deux dentaires d'une même mandibule du *Diplocynodon* provenant de l'Oligocène moyen (MP26) de Saint-André près de Marseille. Le nombre des alvéoles dentaires est 19 et 19, les proportions de la mandibule sont 29,5 et 27,5, et celles de la symphyse 2,32. Ce dernier chiffre est beaucoup plus proche de celui de *Diplocynodon ratelii* que de *Diplocynodon hantoniensis*. Nous considérerons donc l'espèce *Diplocynodon gervaisi* comme valable.

Jehenne a décrit et figuré (1970, figs 1-4, pls I-IV) quelques pièces de *Diplocynodon* provenant de Villebramar (Oligocène inférieur – niveau MP22) et de La Milloque (Oligocène supérieur – niveau MP29). Malheureusement, ces restes sont trop incomplets pour qu'on puisse les attribuer avec certitude à une espèce précise. La pièce de Villebramar appartient peut-être à *Diplocynodon gervaisi* et celles de La Milloque à *Diplocynodon ratelii*. On remarque cependant que la mandibule décrite de La Milloque LM1968-8 (Jehenne 1970, pl. III) correspond plus à celle de *Diplocynodon ratelii* de Saint-Gérand-le-Puy qu'à celle de *Diplocynodon hantoniensis* du Hordwell figuré par Berg (1966, pl. 2, fig. 9) et le maxillaire de La Milloque (Jehenne 1970, pl. 1, fig. 2) semble plus évolué que celui de Villebramar (Jehenne 1970, pl. 1, fig. 1).

En attendant un meilleur matériel, nous désignerons le matériel de Villebramar sous l'appelation de *Diplocynodon* aff. *gervaisi*, comme Jehenne l'a fait, et le matériel de La Milloque sous la dénomination de *Diplocynodon* aff. *ratelii*.

Ainsi *Diplocynodon darwini*, *D. hantoniensis*, *D. gervaisi* et *D. styriacus* forment une petite lignée anagénétique acceptable. Il semble que ce ne soit pas le seul rameau de *Diplocynodon*. En effet, différents gisements du bassin du Duero (Province de Salamanque, Espagne) étalés sur trois biozones de l'Éocène supérieur (limite MP13 – MP14 à MP17) ont livré un matériel nombreux et fragmentaire qu'Ortéga (1990) a étudié et rassemblé sous la désignation de *Diplocynodon* sp. Une tête complète a permis à Buscalioni *et al.* (1992) d'établir une espèce nouvelle, *Diplocynodon tormis*. Cette forme n'entre pas dans la lignée ci-dessus décrite. En effet, *D. tormis* montre :

a) des orbites presqu'aussi rondes que chez *Leidyosuchus* ;

b) un supraoccipital participant plus (d'après les auteurs) à la face supérieure de la table crânienne que chez *Diplocynodon darwini*, *D. ratelii* et *D. styriacus* ;

c) une forte échancrure au niveau de la suture prémaxillaire-maxillaire, comme chez *Leidyosuchus* et à l'inverse de *Diplocynodon darwini* ;

d) *D. tormis* montre par ailleurs un crâne extrêmement allongé avec un rapport l/L voisin de 44, ce qui correspond à un crâne plus allongé que chez *Diplocynodon styriacus*.

Diplocynodon tormis correspond donc à une lignée de *Diplocynodon* différente de celle qui mène à *Diplocynodon styriacus*. La séparation est antérieure au Lutétien, époque à laquelle vivait *Diplocynodon darwini*. Il serait intéressant de savoir si le *Diplocynodon* signalé (mais non déterminé spécifiquement) dans le Paléocène du bassin du Duero par Ortega (1990) appartient à une de ces lignées ou est antérieur à la dichotomie.

Enfin, Huene & Nikolov (1963) ont signalé à la base du Pliocène moyen de Bulgarie quelques

restes de Crocodilien sous le nom de *Diplocynodon levantinicum* n.sp. L'âge de ce fossile est bien incertain. D'une part ce que les géologues d'Europe centrale et orientale appelaient Pliocène inférieur en 1963 est aujourd'hui unanimement rapporté au Miocène supérieur, d'autre part il n'y a aucun bon repère stratigraphique pour placer en Bulgarie tant la limite Miocène moyen-Miocène supérieur que la limite Miocène supérieur-Pliocène. On en est réduit à des conjectures. Huene & Nikolov situent les lignites d'où proviennent les restes de *Diplocynodon levantinicum* au même niveau stratigraphique que les lignites des environs de Dimitrovgrav d'où provient le *Dorcatherium bulgaricum* décrit par Bakalov & Nikolov en 1962. Mais paléontologiquement ce *Dorcatherium* n'indique rien. Il n'a jamais été retrouvé ailleurs et sa taille est telle qu'il ne peut être rattaché ou même rapproché d'aucune espèce ni d'aucune lignée de *Dorcatherium* déjà connue. Ce *Dorcatherium bulgaricum* est sensiblement deux fois plus petit que le *Dorcatherium naui* (Kaup) d'Eppelsheim ; le *Dorcatherium crassum* (Lartet) de Sansan ; les *Dorcatherium minus* et *D. major* (Lydekker) des Siwaliks ; le *Dorcatherium* sp. des Siwaliks signalé par Colbert (1935) ; et le *Dorcatherium chappuisi* (Arambourg) du Kenya. Il est à noter que tous ces *Dorcatherium* sont d'âge Miocène, la plupart d'âge Miocène moyen, certains du Miocène inférieur, d'autres du Vallésien (les moins nombreux d'ailleurs), ou de la base du Turolien (De Bruijn *et al.* 1992). En Turquie, où quelques restes de *Dorcatherium* ont été retrouvés, les plus récents atteignent seulement la limite MN9-MN10 (Sen *in litteris*). Aussi nous plaçons la limite supérieure d'âge possible du *Diplocynodon levantinicum* au Vallésien.

Le *Diplocynodon* de Bulgarie est principalement représenté par un dentaire avec quinze alvéoles conservés, et une symphyse en bon état. Il s'agit bien d'un *Diplocynodon*, comme le montre les troisième et quatrième dents développées en véritables crocs. L'angle de la mandibule est très faible, comme il sied à un *Diplocynodon* de cet âge. Mais les proportions de la mandibule et surtout de la symphyse correspondent mieux avec celles de *Diplocynodon* de Saint-Gérand-le-Puy qu'avec celles de l'Orléanais, de Bézian et de Styrie, comme l'a déjà remarqué Berg. La brièveté de la symphyse mandibulaire doit être constante chez la forme bulgare car sur le grand fragment du dentaire, sur lequel a été calculé l'indice de proportion de la symphyse mandibulaire, celle-ci s'arrête en arrière au niveau de l'avant de la quatrième dent. Sur un autre fragment (Huene & Nikoloff 1963, pl. 30, fig. 2) elle s'arrête encore beaucoup plus antérieurement, au niveau de l'avant de la troisième dent. La forme bulgare ne s'intègre donc pas à la lignée qui mène à *Diplocynodon styriacus*. Il est possible que ce *Diplocynodon* appartienne à un rameau issu de *Diplocynodon tormis* chez qui la symphyse est particulièrement courte.

Finalement, le genre *Diplocynodon* est bien connu en Europe à l'Éocène moyen avec *D. darwini* (= *D. ebertsi* = *D. hallensis*), se poursuit dans l'Éocène supérieur avec *D. hantoniensis* (= *D. hastingsiae*), forme qui voit l'apparition de l'échancrure prémaxillaire-maxillaire pour loger les crocs inférieurs (troisième et quatrième dents mandibulaires), puis avec *D. gervaisi* de l'Oligocène. Au début du Miocène (à l'Agénien moyen, ou MN2a) apparaît *D. ratelii* (= *D. gracilis* = *D. aeduicus*) dont le crâne est plus svelte et les nasaux plus longs, en avant, atteignant le bord postérieur de la narine externe. Puis, à l'Orléanien, le genre montre un crâne encore proportionnellement plus allongé (ou étroit) et une mandibule plus étroite avec *D. styriacus* (= *D. steineri* = *D. butikonensis*). Une autre lignée, plus discrète, pourrait être représentée par *D. tormis* et *D. levantinicum*.

CONCLUSION

Cette étude, dont le prétexte a été la découverte de deux crânes juvéniles de *Diplocynodon* à Artenay et d'une tête complète d'adulte à Bézian, a conduit aux résultats suivants :

1) le genre *Diplocynodon* est à inclure dans la sous-famille des Crocodylinae ;

2) les *Diplocynodon* d'Artenay et de Bézian appartiennent à l'espèce *D. styriacus* ;

3) une seule espèce est reconnue au Lutétien (*D. darwini*), une seule au Ludien (*D. hantoniensis*), une seule dans l'Oligocène (*D. gervaisi*), une

seule à l'Agénien (*D. ratelii*) et une seule aussi pour l'Orléanien et peut-être le début de l'Astaracien (*D. styriacus*). Ces espèces forment une lignée anagénétique ;
4) le gisement le plus récent d'Europe occidentale à avoir livré *Diplocynodon* est Sansan (MN6), où cependant l'espèce est très rare. Le refroidissement et l'assèchement du climat sont logiquement responsables de cette extinction.

Remerciements
Au terme de ce travail, nous tenons à remercier Mme F. de Lapparent de Broin, qui nous a grandement aidés dans la détermination des sujets juvéniles d'Artenay et S. Sen qui nous a guidés dans la discussion sur l'âge du *Diplocynodon* de Bulgarie. Nous remercions aussi MM. D. Serrette et L. Merlette, à qui sont dues les photographies, ainsi que Mme F. Pilard qui a réalisé les dessins.

RÉFÉRENCES

Antunes M. T. & Ginsburg L. 1989. — Les Crocodiliens des faluns miocènes de l'Anjou. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Paris, série 4, C 11(2) : 79-99.

Bakalov P. & Nikolov I. 1962. — *Les fossiles de Bulgarie. X. Mammifères tertiaires*. Académie des Sciences de Bulgarie, Sofia, 162 p.

Berg D. E. 1966. — Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abhandlugen des hessischen Landesamtes für Bodenforschung* 52: 1-105.

Bruijn H. de, Daams R., Daxner-Höck G., Fahlbusch V., Ginsburg L., Mein P. & Morales J. 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletter of Stratigraphy* 26 (2-3): 65-118.

Buffetaut E. & Cornée J. J. 1982. — Le crocodilien *Diplocynodon* (Eusuchia, Alligatoridae) dans la « série du gypse d'Aix » à Venelles (Bouches-du-Rhône, France). *Geobios* 15(2) : 209-215.

Buscalioni A. D., Sanz J. L. & Casanovas M. L. 1992. — A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain. *Neues Jahrbuch für Paläontologie Abhandlung*. Stuttgart 187 (1): 1-29.

Colbert E. H. 1935. — Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Philosophical Society*, N. S. 26: 1-401.

Gervais P. 1859. — *Zoologie et Paléontologie française*. 2e édition, 544 p., Bertrand éditeur, Paris.

Ginsburg L. 1989. — Les mammifères des sables du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 11(2) : 101-121.

Ginsburg L. & Bonneau M. 1995. — La succession des faunes de mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 16, (1994-1995) (2-4) : 313-328.

Hofmann A. 1885. — Crocodilien aus dem Miocaen der Steiermark. *Beitraege zur Paläontologie von Oster̈reich-Ungarn*, 5: 26-35.

Huene F. & Nikoloff I. 1963. — Ein pliozänes Krokodil in Bulgarien. *Neues Jahrbuch für Geologie*, Stuttgart 118: 266-271.

Huxley T. H. 1859. — On the dermal armour of *Crocodilus hastingsiae*. *Quarterly Journal of the Geological Society London* 15: 678-680.

Iordansky N. N. 1973. — The skull of Crocodilia *in*: *Biology of the reptilia*, volume 4. Morphology D, 3: 201-262. Acadamic Press London and New York.

Jehenne Y. 1970. — Étude de restes de Crocodiliens stampiens du Bassin d'Aquitaine. *Bulletin des Sciences de la Terre de l'université de Poitiers* XI : 1-11.

Kälin J. A. 1933. — Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Krokodilidenschädels. *Zoologische Jahrbuecher Abteilung für Anatomie-Ontogenie* 57: 535-714.

— 1955. — *Crocodilia in* J. Piveteau : *Traité de Paléontologie*, 5 : 695-784. Masson, Paris.

Keller T. & Schall S. 1988. — Krokodile – urtümliche Grossechren *in* Schaal & Ziegel: *Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*: 109-118. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt-am-Main.

Kuhn O. 1968. — *Die vorzeitlichen Krokodile*, Verlag Oeben, Krailing bei München, 124 p.

Lecointre Cresse P. 1910. — Les formes diverses de la vie dans les faluns de la Touraine. IX : Les Sauriens des faluns de la Touraine. *La feuille des jeunes naturalistes* suppl, 479 : 1-3.

Ludwig R. 1877. — Fossile Crocodilien aus dem Oligozän des Mainzer Tertiarbeckens. *Neues Jahburch für Mineralogie*: 74-77.

— 1877. — Fossile Crocodilien aus dem Tertiarformation des Mainzer Beckens. *Paleontographica*, suppl. 3: 1-52.

Lydekker R. 1887. — Note on the Hordwell and other Crocodilians. *Geological Magazine*, N. S. 3 (4): 307-312.

Meyer H. von 1856. — *Crocodilus bütikonensis*, aus der Süsswasser-Molasse von Bütikon in der Schweiz. *Paleontographica*, 4 (3): 67-71.

Michard J. G., Broin F. de, Brunet M. & Hell J. 1990. — Le plus ancien néosuchien spécialisé à

caractères « éosuchiens » du continent africain (Crétacé inférieur, Cameroun). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* Paris série 311, 11 (2) : 365-371.

Mook C. 1925. — A revision of the Mesozoic *Crocodilia* of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 51(9): 319-432.

Ortega F. 1990. — *Descripcion anatomica de fragmentos craneales y mandibulares de Diplocynodon Pomel, 1847 (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno de la cuenca del Duero, discusion sistematica.* Thèse, Université de Salamanque.

Pomel A. 1846. — Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains du département de l'Allier. *Bulletin de la Société géologique de France,* série 2, 3 : 353-373.

— 1847. — Note sur des animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bulletin de la Société géologique de France,* série 2, 4 : 378-385.

— 1853. — *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier.* J. B. Baillère éditeur, Paris, 193 p.

Roger O. 1910. — Ein fossiles Krokodile von Dechbetten bei Regensburg. *Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Regensburg* 12: 160-167.

Romer A. S. 1956. — *Osteology of the Reptiles.* University Chicago Press, 772 p.

Russell D. E. 1982. — Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basins. *Geologisches Jahrbuch* A 60: 5-74.

Schumacher G. H. 1973. — The head muscles and hyolaryngeal skeleton of Turtles and Crocodilians *in*: *Biology of Reptiles,* volume 4, Morphology D, 2: 101-199. Academic Press London and New York.

Steel R. 1973. — *Crocodylia, in*: *Handbuch der Paläoherpetology,* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 116 p.

Thenius E. 1955. — Zur systematichen Stellung von *Crocodilus (Alligator) styriacus* Hofmann. *Anzeiger Österreichische Akademie der Wissenschaften* 11: 185-189.

Vaillant L. 1872. — Étude zoologique sur les Crocodiliens fossiles tertiaires de Saint-Gérand-le-Puy. *Annales des Sciences géologiques* 3 (1) : 1-58.

Wood S. 1850. — The fossil *Reptilia* of the London clay. II – Crocodylia. *Palaeontological Society of London*: 1-50.

Manuscrit soumis pour publication le 2 octobre 1995 ; accepté le 16 avril 1996.

Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères

Valérie SANCHEZ & Christiane DENYS
Laboratoire des Mammifères et Oiseaux, Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Yolanda FERNANDEZ-JALVO
Museo Nacional de Ciencias Naturales,
José Gutierrez Abascal, Madrid (Espagne)

RÉSUMÉ
L'étude taphonomique de restes de micromammifères d'un échantillon de la couche 1a du site du Monte di Tuda a été effectuée suivant la méthode d'Andrews (1990). Le fort taux de fragmentation des éléments squelettiques a entraîné la création de nouvelles catégories de fragmentation des os longs et une étude du matériel crânien séparant les rongeurs des insectivores a mis en évidence certains aspects de leur conservation différentielle. Les pourcentages de dents digérées et leur faible degré de digestion permettent de désigner la chouette effraie (*Tyto alba*) comme agent de l'accumulation des restes subfossiles. L'observation de la surface des os au microscope électronique à balayage (M.E.B.) met en évidence différents types d'altérations post-dépositionnelles telles que le piétinement, la destruction par les racines, l'exposition aérienne, la corrosion du sol. La comparaison avec un assemblage actuel de pelotes de régurgitation de *Tyto alba* du même site et les données actuelles sur la Corse confirment les différences de proportions dans les assemblages fauniques de l'échantillon considéré.

MOTS CLÉS
taphonomie,
micromammifères,
Corse,
Holocène,
rapaces nocturnes.

ABSTRACT
The taphonomical study of a sub-fossil sample from layer 1a of the Monte di Tuda site (Holocene, Corse) has been undertaken following Andrews (1990) method. The very high fragmentation percentage of this assemblage has led to the creation of new fragmentation categories for long bones. The skull remains of Murinae and Crocidurinae have been treated separately which gives interesting results about their differential preservation. Traces of digestion have been observed through the use of S.E.M examinations, their proportions and their weak grades correspond to category 1 of predator after Andrews (1990) and more precisely to *Tyto alba*. Post predation alterations are recognized (among them trampling, root marks, weathering, soil corrosion). Comparison with modern owl pellets assemblage from Monte di Tuda site and from others Corsica sites confirms the different proportions of the faunal lists of the level 1a.

KEY WORDS
taphonomy,
micromammals,
Corsica,
Holocene,
owls.

INTRODUCTION

Les microvertébrés ont des niches écologiques très étroites, notamment les mammifères qui sont plus fortement inféodés à un milieu précis. Ce sont donc de très bons indicateurs environnementaux. En paléontologie, les critères actualistes sont appliqués aux restes fossiles en vue d'une interprétation écologique du milieu. Les associations de micromammifères ont donc été très souvent utilisées pour des apptoches paléoenvironnementales (Jaeger 1979 ; Avery 1982 ; Chaline & Brochet 1989). On s'est aperçu récemment que la plupart des assemblages fossiles de micromammifères subissaient très souvent avant la fossilisation une phase supplémentaire de concentration par rapport aux grands mammifères : la digestion (Andrews 1990 ; Fernandez-Jalvo 1992). En effet, les petits mammifères carnivores et les rapaces nocturnes et diurnes sont connus pour ingérer de grandes quantités de microvertébrés et pour les accumuler sous forme de pelotes de régurgitation ou de crottes dans leur nids ou leur aires de repos. Ces accumulations peuvent être très abondantes et s'incorporer directement au sédiment comme par exemple dans les grottes (Andrews 1990 ; Fernandez-Jalvo 1992). Ces travaux ont montré que la prédation peut occasionner des biais importants dans les listes fauniques rendant ainsi certaines interprétations paléoécologiques caduques. En effet, les restes des proies reflètent les sélections que le prédateur effectue sur l'ensemble de la faune en fonction notamment de la période d'activité, de la taille des proies et de ses préférences alimentaires. Avant toute interprétation paléoécologique, il est donc important de reconnaître l'origine et les altérations qu'ont pu subir les mictovertébrés avant, pendant, et après leur enfouissement.

Parmi les grandes îles méditerranéennes, la Corse se prête bien aux études taphonomiques en raison du grand nombre de sites qu'elle a livré. De nombreux travaux sur les restes fossiles de cette région ont permis de corréler la colonisation définitive par l'homme, au début de l'Holocène, à d'importants bouleversements fauniques chez les mammifères (extinction des endémiques et remplacement par les nouveaux immigrants) (Alcover 1980 ; Vigne 1982, 1988, 1992 ; Sanders & Reumer 1984 ; Vigne & Alcover 1985 ; Vigne *et al.* sous presse). Parmi les sites corses permettant d'aborder ce phénomène se trouve la grotte du Monte di Tuda (Olmetta di Tuda, Haute-Corse). On observe dans les faunes du Monte di Tuda les effets de l'arrivée du rat noir (*Rattus rattus*) et l'extinction des rongeurs endémiques (Vigne & Marinval-Vigne 1991 ; Vigne & Valladas 1996). L'étude taphonomique, en définissant les biais de la composition faunique dus aux habitudes de chasse (opportunistes ou sélectives) du prédateur, permet de distinguer dans un niveau une réelle extinction d'une absence due à la prédation. Pour cela, il faut disposer d'un nombre abondant de données et d'un bon matériel de comparaison. Par l'abondance des micromammifères, la qualité des fouilles qui ont permis de les obtenir et la stratigraphie détaillée, ce site offre des conditions idéales pour l'étude taphonomique de la microfaune.

Dans un travail préliminaire, Vigne & Marinval-Vigne (1991) supposaient que le gisement fossilifère de la grotte du Monte di Tuda résultait d'accumulations successives de déjections d'oiseaux rapaces. Leurs observations étaient fondées sur la représentation du matériel osseux mais n'avaient pas pris en compte l'étude de la digestion et des altérations post-prédation. La méthode taphonomique mise au point par Andrews (1990) permet de reconnaître l'intervention de rapaces ou de carnivores, et d'identifier au moins le type de prédateur responsable d'une accumulation de micromammifères fossiles. Une fois le prédateur déterminé, la connaissance de son type de régime alimentaire, opportuniste ou sélectif, de son mode de chasse, permettent d'évaluer la valeur des indications paléoenvironnementales fournies par les listes fauniques et d'éliminer les biais spécifiques dus à la prédation (Denys *et al.* sous presse ; Fernandez-Jalvo 1995). De plus, cette méthode permet de distinguer les modifications post-dépositionnelles qui renseignent sur la formation du gisement et éventuellement sur les conditions environnementales et édaphiques qui régnaient au moment de la fossilisation.

Ce travail porte sur l'étude taphonomique des micromammifères d'un prélèvement de la couche

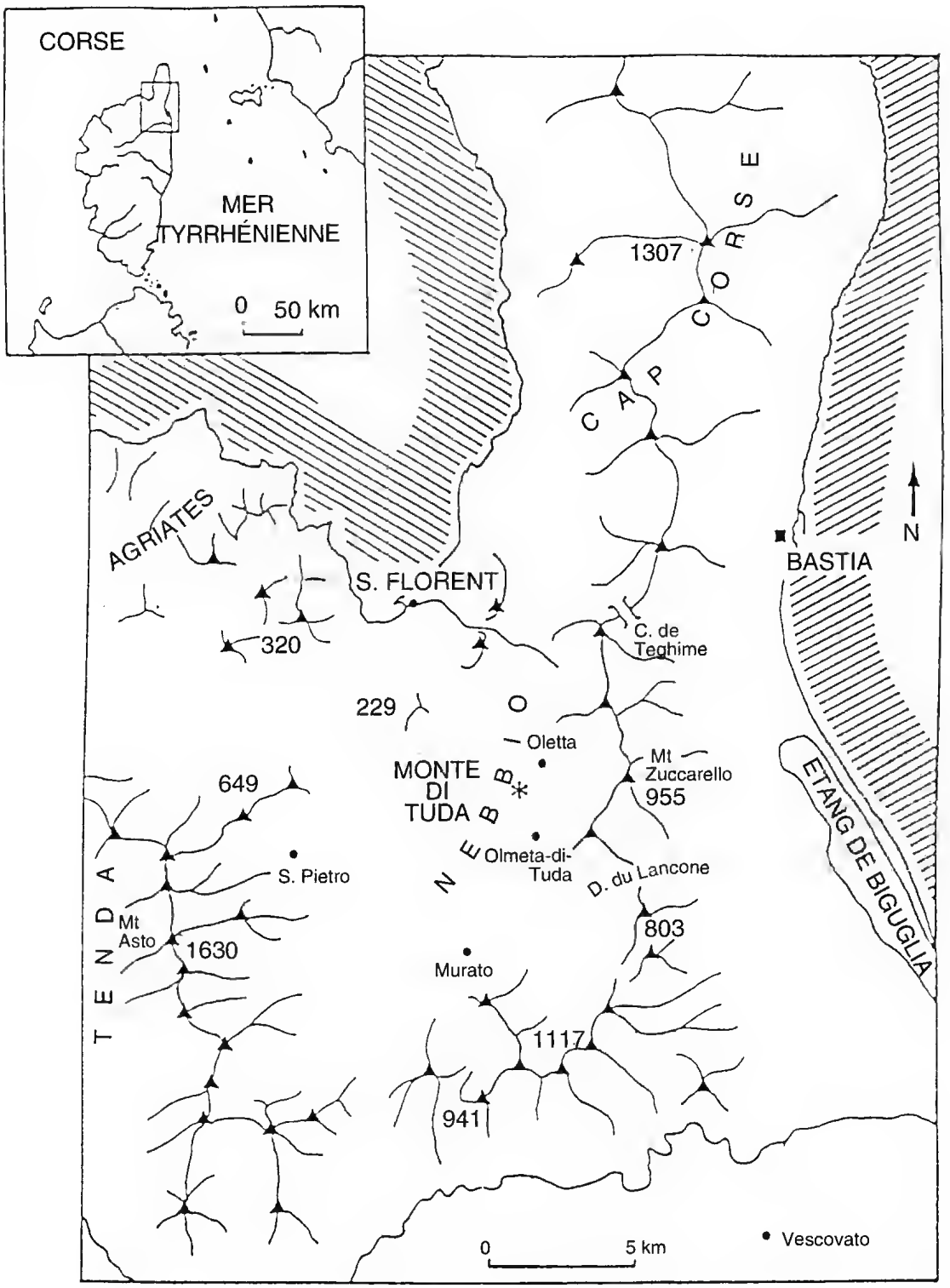


Fig. 1. — Situation géographique du site du Monte di Tuda en Corse.

superficielle (couche 1a) de la grotte du Monte di Tuda. Il constitue le premier essai de compréhension de l'origine et de la formation du site. Ce travail tentera d'évaluer l'importance d'une étude taphonomique fine pour préciser les conditions de fossilisation à l'Holocène, en Corse.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

Contrairement aux grands mammifères, les micromammifères (dont le poids varie de 2 g à 10 kg) subissent après leur mort une étape supplémentaire qui est le passage dans le tube digestif d'un prédateur. En effet, les principales accumulations modernes où l'on retrouve des restes de micromammifères en abondance sont les accumulations de pelotes de régurgitation de rapaces ou les crottes de Carnivores. Le devenir de ces concentrations comme site fossilifère est très supérieur à celui d'une carcasse isolée d'un petit mammifère mort accidentellement. D'ailleurs, il est maintenant démontré que la formation de gisements fossilifères de microvertébrés est généralement liée à la prédation : assemblage de pelotes de régurgitation de rapaces diurnes (falconiformes), nocturnes (strigiformes), accumulation de déjections de petits mammifères carnivores (Andrews 1990 ; Fernandez-Jalvo 1992 ; Fernandez-Jalvo 1995 ; Fernandez-Jalvo *et al.* sous presse). Afin de pouvoir identifier le prédateur à l'origine de la concentration de microvertébrés, de nombreuses études ont été effectuées sur les restes squelettiques provenant des accumulations actuelles et l'emploi du microscope électronique à balayage s'est généralisé (Dodson & Wexlat 1979 ; Denys 1985 ; Denys & Mahboubi 1992 ; Denys *et al.* 1992). Les effets de la digestion sur les dents et les os de micromammifères ont été décrits en détail dans Andrews (1990), Fernandez-Jalvo & Andrews (1992), Fernandez-Jalvo (1992). De plus, les modifications postérieures à la digestion (piétinement, corrosion, racines, compaction...) peuvent être mises en évidence et renseignent sur les processus de fossilisation. Ces travaux permettent la détermination de plus en plus précise des traces produites par les prédateurs, par les altérations édaphiques, environnementales et par les microorganismes.

PRÉSENTATION DU SITE

(d'après Vigne & Valladas 1996 ; Vigne inédit). Le site du Monte di Tuda se situe au nord de la Corse, à 340 mètres d'altitude (Fig. 1). Il a livré une succession de faunes de microvertébrés datées de 864-409 av. J.-C. à l'actuel. La grotte s'ouvre dans une falaise au sud du mont. La végétation du mont est caractéristique de l'étage méditerranéen supérieur, tandis qu'à ses pieds un vallon couvert de maquis appartient à l'étage méditerranéen inférieur. C'est au niveau du porche qu'ont été prélevés les échantillons de microfaune utilisés pour cette étude. Ce porche qui a aujourd'hui une surface d'environ cinq mètres sur deux, pour une hauteur de trois mètres à l'entrée et quatre-vingt centimètres au fond, a été en partie emporté par la chute du toit de l'abri. Les éboulis forment un amas, trois mètres au-dessous de l'ouverture, accessible uniquement par une échelle.

Le prélèvement des vestiges microfauniques s'est effectué par motres de sédiments afin de les endommager le moins possible. Des dispositifs antipollution ont été mis en place : protection des parois par coque de plâtre, surfaces de fouille maintenues propres à l'aide d'un aspirateur.

Les prélèvements ont été faits par passées horizontales successives de deux à trois centimètres d'épaisseur en conformité avec le pendage des couches. L'analyse stratigraphique (Fig. 2) fait apparaître deux grandes phases : une phase profonde de sédimentation en petites mares (couches 6 à 2), une phase superficielle (couche 1), très riche en matière organique et en ossements de micromammifères, qui correspond à une sédimentation sèche entrecoupée par une phase de ruissellements, avant stabilisation pour le niveau 1a.

L'échantillon utilisé pour cette étude provient de la fraction VI du niveau 1a. Cette fraction est située à une profondeur de -61 + 3 cm. L'horizon 1a (-50 à -70 cm) est très riche en ossements et en matière organique ; le sédiment est constitué de sables mal classés, avec très peu de graviers, avec des pourcentages de limon et d'argiles moins importants que dans les niveaux sous-jacents, contrairement au taux de carbonates, ce qui traduit une période plus sèche (Miskovsky comm. pers.). Ce niveau n'a pas fait l'objet d'une

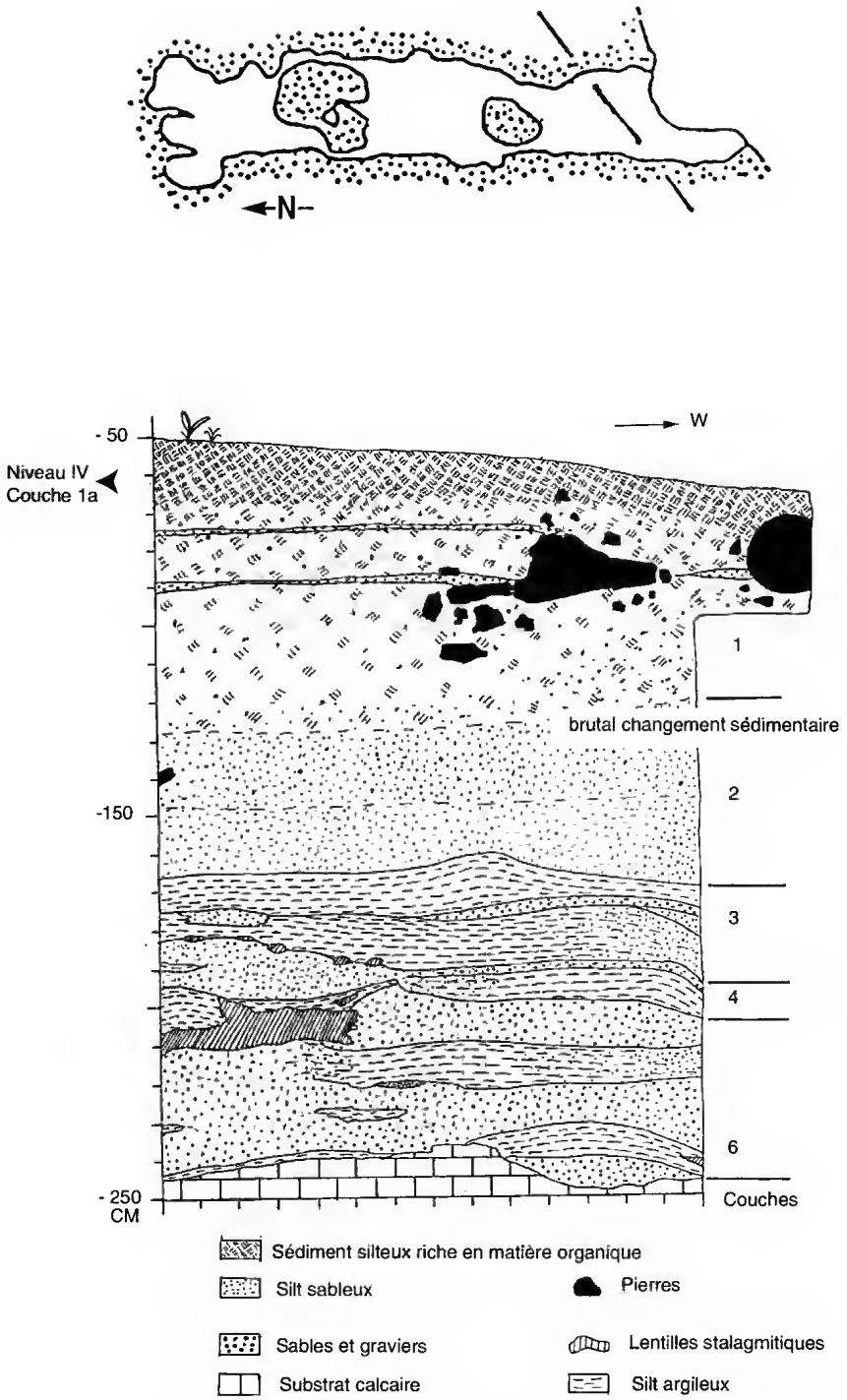


FIG. 2. — Stratigraphie de la section principale de la grotte du Monte di Tuda et position du niveau VI dans la couche 1a (d'après Vigne & Valadas 1996).

datation absolue mais correspond par sa composition faunique à un maximum d'un cycle agricole majeur (cycle II de la séquence) correspondant à l'explosion de l'agriculture en Corse du Nord dans la seconde moitié du XVIIe siècle ap. J.-C. (Vigne & Valladas 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel d'étude provient d'un échantillon de la fraction VI de la couche 1a. Cet échantillon a été prélevé dans une zone de fouille présentant le plus de sécurité possible (par rapport à des problèmes de pollution), il est noté VIo. Néanmoins, cet échantillon est de moins bonne qualité que celui utilisé par Vigne & Valladas (1996) comme référence pour les listes fauniques (noté VIT) car prélevé dans une zone stratigraphiquement moins fiable de la fouille (mais à même profondeur) (Vigne comm. pers.). Les ossements ont été obtenus par tamisage à l'eau (avec une maille de 2 et 1 mm) et ont fait l'objet d'un tri sous loupe binoculaire. Les micromammifères y représentent la majorité des restes osseux.

Des éléments squelettiques de proies de quatre rapaces et d'un carnivore ont été utilisés comme matériel de comparaison. Les oiseaux concernés sont : la chouette effraie *Tyto alba* (Corse, porche de la grotte du Monte di Tuda), la chouette hulotte *Strix aluco* (Allier), la chouette chevêche *Athene noctua* (Puy de Dôme) et le faucon crécerelle *Falco tinnunculus* (Yvelines). Les déjections de mangouste (*Ichneumia*) proviennent d'Afrique (Kenya). Les éléments squelettiques ont été séparés après que l'on ait préalablement fait tremper les pelotes dans de l'eau, sans adjonction de produits chimiques.

La première étape de travail sur le matériel du Monte di Tuda a consisté à trier une partie des fractions grossières (refus de tamis de deux millimètres) et fines (refus de tamis de un millimètre), sous loupe binoculaire. Après détermination des restes squelettiques, l'étude taphonomique a été effectuée suivant la méthode exposée dans Andrews (1990).

TABLEAU 1. — Pourcentage de représentation des os de l'échantillon VIo du Monte di Tuda calculé pour chaque os suivant la formule de Dodson & Wexlar (1979). PR = FO/FT x 100 ; FO = fréquence observée de l'élément squelettique ; FT = fréquence théorique de cet os estimée à partir du NMI (= 797) et du nombre correspondant de cet os pour un individu théorique. L'individu théorique comprend : 2 mandibules, le même nombre de maxillaires, fémurs, tibias, humérus, radius, ulnae, scapulae, pelvis, astragales, calcanéums, 4 incisives, 12 molaires, 24 côtes, 54 vertèbres, 20 métapodes et 24 phalanges. Pour minimiser l'importance des biais probables dus au tamisage, les éléments les plus petits ou les plus étroits notés d'un astérisque ont été éliminés du calcul du PR moyen.

Élément squelettique	FO	FT	PRos
Crânes	48	797	6,03
Mandibules	1508	1594	94,6
Maxillaires	956	1594	59,98
Incisives isolées	1497	3188	46,96
Molaires isolées *	624	9564	6,64
Fémurs	724	1594	45,4
Tibia-Fibulae	688	1594	43,2
Pelvis	549	1594	34,4
Calcanei	334	1594	20,95
Astragales	263	1594	16,45
Humérus	751	1594	47,1
Radii	332	1594	20,83
Ulnae	518	1594	32,5
Scapulae	366	1594	22,96
Côtes *	967	19128	5,05
Vertèbres	5332	43038	12,39
Métapodes *	793	15940	4,97
Phalanges *	291	19128	1,52
PR moyen total			29,02
PR moyen			30,69

RÉSULTATS

REPRÉSENTATION

Les vertèbres sont l'élément squelettique le plus abondant en fréquence observée, néanmoins, si l'on considère que chaque micromammifère possède en moyenne cinquante-quatre vertèbres, cela ne représente que quatre-vingt-dix-neuf individus. Par contre les mandibules indiquent la présence d'au moins 754 individus. Cependant le NMI peut également être calculé en fonction du côté des éléments squelettiques, ce qui donne (nombre de mandibules gauches *versus* droites) un nombre d'individus plus élevé de 797. C'est à partir de ce dernier rapport qu'ont été calculés les pourcentages de représentation des différents éléments squelettiques selon la méthode mise au point par Dodson & Wexlar (1979) (Tableau 1). Tous les éléments du squelette sont représentés et

il ne semble pas y avoir de tri. Cependant, on peut voir que les mandibules dominent en abondance (pourcentage de représentation : PR = 94,6), suivies par les maxillaires (PR = 59,98). Humérus, fémurs, tibiae et incisives isolées viennent ensuite (PR moyen = 45,67), avant ulnae et pelvis (PR moyen = 33,45). Les radius, scapulae, calcanei, astragales et vertèbres sont mal représentés. Enfin, métapodes, phalanges, côtes et molaires isolées sont encore plus mal représentées, mais cela pourrait être un artefact dû à la maille assez large du tamis (1 mm). Elles ont donc été éliminées du calcul du pourcentage de représentation moyen, qui donne toutefois une valeur de 30,69 % relativement faible.

Une caractéristique de beaucoup de prédateurs est la destruction préférentielle ou la perte des parties les plus distales des membres ; cette perte est encore plus importante pour les os des mains et des pieds. L'examen des proportions des restes crâniens et post-crâniens se fait au moyen de différents rapports (Andrews 1990). Tout d'abord, les proportions du nombre des parties proximales des membres (fémur + humérus) par rapport à celui des mandibules et des maxillaires contenus dans l'échantillon fossile donnent une valeur de 60. Ce qui permet de conclure qu'il y a donc environ deux fois plus de mandibules et de maxillaires que de fémurs et d'humérus.

Le résultat de la comparaison du nombre d'os long des membres à celui de l'ensemble mandibules, maxillaires et dents isolées est le suivant :

$$\frac{\text{fém.} + \text{tib.} + \text{hum.} + \text{rad.} + \text{ulna}}{\text{mdb.} + \text{max.} + \text{molaires isolées}} \times 16/10 \times 100 = 156$$

Ce résultat contraste avec le précédent puisque, cette fois-ci, les éléments post-crâniens prédominent. La comparaison de ces deux indices montre une faible abondance des molaires isolées. Il est donc permis de penser qu'il n'y a pas eu une grande destruction des mandibules et des maxillaires au niveau des rangées molaires. Cependant, certaines des molaires isolées (notamment les M2/2 et M3/3 de petits rongeurs) ont pu passer au travers des mailles du tamis.

Le résultat de la comparaison des parties distales et proximales des membres s'exprime avec le rapport suivant (Andrews 1990) :

TABLEAU 2. — Pourcentage de fragmentation des mandibules et des principaux os longs des restes fossiles de l'échantillon VIo (couche 1a) du Monte di Tuda. Le PF est calculé en fonction du nombre d'os cassés par rapport à celui du nombre total d'os.

Élément squelettique	FO	Fcassés	PF
Mandibule	1508	1382	91,64
Scapula	366	366	100
Humérus	751	385	51,26
Radius	332	175	52,71
Ulna	518	393	75,87
Pelvis	549	549	100
Fémur	724	394	54,42
Tibia	688	461	67,01

$$\frac{\text{tibia} + \text{radius}}{\text{fémur} + \text{humérus}} \times 100 = 69{,}15$$

Il indique qu'il y a plus de restes des parties proximales des membres que des parties distales. Ceci étant probalement dû à la sous-représentation des radius dans la fraction VI. Cet os étant plus fin et moins robuste que les trois autres a pu, soit être détruit lors de la fossilisation, soit passer au travers des mailles lors du tamisage. Ce type d'analyse montre la conservation préférentielle de certains éléments squelettiques dans le site fossile du niveau 1a pour ce qui est des os des membres. Les effets du tamisage pourraient être assez importants, notamment en ce qui concerne les molaires isolées de petite taille.

FRAGMENTATION

Tout comme la représentation des éléments squelettiques, l'étude de la fragmentation peut renseigner sur le type de prédateur responsable d'une accumulation fossile (Andrews 1990). Les causes de cette fragmentation peuvent être dues en effet au mode d'ingestion du prédateur. Il est ainsi bien connu que les rapaces nocturnes de grande taille peuvent avaler leur proie en entier et causer moins de dommages aux os que les mammifères carnivores ou les rapaces diurnes qui broient ou déchiquètent leur nourriture. Cependant, l'étude de la fragmentation est délicate en raison de la conservation différentielle importante des éléments squelettiques et des altérations post-prédation survenant lors de l'enfouissement et même lors du tamisage. Il existe cependant des moyens pour les reconnaître.

Le calcul des pourcentages de fragmentation est donné pour les mandibules, scapulae, humérus, radius, ulnae, pelvis, fémurs et tibiae (Tableau 2), suivant la formule de Dodson & Wexlar (1979). Aucun tibia n'ayant été retrouvé avec la fibula, on a calculé le pourcentage de fragmentation à partir du tibia seulement. Les éléments squelettiques les plus touchés par la fragmentation sont les pelvis, scapulae (pourcentage de fragmentation : PF = 100 %) et les mandibules (PF = 91,64 %). On constate que, d'une manière générale, les restes du Monte di Tuda sont très fragmentés, car le pourcentage de fragmentation moyen est de 74 %.

La fragmentation a été ensuite évaluée pour les crânes et les mandibules des Murinae et des Crocidurinae afin d'évaluer la conservation différentielle des restes du Monte di Tuda. Pour les rongeurs murinés, la figure 3 donne les effectifs et les pourcentages pour chaque catégorie de fragmentation des maxillaires. Il n'y a en effet aucun élément crânien de Murinae qui soit en connection dans le matériel du niveau VI. Seulement 33,69 % des maxillaires sont entiers. L'arcade zygomatique est considérée comme un indicateur de fracture car elle est très fragile (Andrews 1990). Si on ne tient plus compte des cassures sur la rangée molaire, 60,88 % des fragments de maxillaires possèdent l'arcade zygomatique. D'après les données d'Andrews, seuls les assemblages de rapaces nocturnes actuels ont plus de 60 % des maxillaires portant l'arcade zygomatique, excepté le hibou des marais. Pour les restes du Monte di Tuda, 41,27 % des rangées molaires sont cassées, ce qui est élevé face au nombre de molaires isolées (6,64 %). Cependant, 94,31 %

Type de Maxillaire	rangée molaire entière	deux molaires	une molaire	rien
Partie antérieure avec zygoma				
Fréquence Pourcentage	284 33,69	105 12,46	121 14,35	141 16,73
Partie antérieure sans zygoma				
Fréquence Pourcentage	62 7,36	26 3,08	41 4,86	
Partie postérieure sans zygoma			M/2 M/3	
		30 3,56	25 2,96	
Autres fragments	8 0,95			

FIG. 3. — Catégories de fragmentation et proportions des maxillaires de rongeurs murinae du Monte di Tuda, échantillon VIo.

des mandibules fossiles contre 35,96 % des maxillaires possèdent encore des dents, ce qui indique une fracturation supérieure des maxillaires et donc une perte préférentielle des molaires supérieures par rapport aux inférieures pendant le tamisage.

En ce qui concerne les insectivores, la figure 4 donne le nombre et le pourcentage des cassures classées suivant la fracturation du crâne et des maxillaires. Dans l'échantillon sub-fossile, les demi-crânes forment 32 % du matériel, la plus grande partie de ces ossements étant sous forme

Cassures crâniennes

Maxillaires entiers	Crâne cassé après le ptérygoïde	Crâne cassé après la M3	*idem* partie nasale cassée
Fréquence Pourcentage	5 3,33	11 7,33	12 8,00
Un des deux maxillaires entier Fréquence Pourcentage		2,67	4,67
Les deux maxillaires sont cassés Fréquence Pourcentage		2 1,33	7 4,67

Maxillaires isolées

Rangées dentaires du maxillaire entières		Rangées dentaires du maxillaire cassées	
Fréquence Pourcentage	4 2.67	Fréquence Pourcentage	98 65.33

FIG. 4. — Catégories de fragmentation des crânes et des maxillaires des Crocidurinae de l'échantillon VIo du Monte di Tuda.

Type de mandibule	Rangée dentaire intacte	Deux molaires	Une molaire	Pas de molaire
Avec trois processus				
Fréquence	20	0	0	1
Pourcentage	1,17	0	0	0,06
Processus coronoïde cassé				
Fréquence	54	0	1	0
Pourcentage	3,15	0	0,66	0
Processus ondulaire cassé				
Fréquence	6	0	0	3,
Pourcentage	0,35	0	0	0,17
Processus angulaire cassé				
Fréquence	22	0	0	8
Pourcentage	1,28	0	0	0,47
Processus coronoïde seul				
Fréquence	5	2	1	2
Pourcentage	0,29	0,12	0,06	0,12
Processus ondulaire seul				
Fréquence	116	3	1	
Pourcentage	6,76	0,17	0,06	4,84
Processus angulaire seul				
Fréquence	14	0		0
Pourcentage	0,82	0	0,06	0
Aucun processus				
Fréquence	431	15	4	0
Pourcentage	25,13	0,87	0,23	0
Alvéole incisive complète				
Fréquence	503	55	42	23
Pourcentage	29,33	3,21	2,45	1,34
Alvéole incisive cassée				
Fréquence	155	47	58	22
Pourcentage	9,04	2,74	3,38	1,38
Autres fragments			8	7
			0,47	0,44

FIG. 5. — Catégories de fragmentation des mandibules de Murinae de l'échantillon VIo du Monte di Tuda.

Type de mandibule	Rangée dentaire intacte	Fragment postérieur de la rangée dentaire
Avec les trois processus		
Fréquence Pourcentage	106 23,82	43 9,66
Processus coronoïde cassé		
Fréquence Pourcentage	4 0,9	2 0,45
Processus condylaire cassé		
Fréquence Pourcentage	3 0,67	0 0
Processus angulaire cassé		
Fréquence Pourcentage	86 19,33	50 11,24
Processus coronoïde seul		
Fréquence Pourcentage	2 0,45	3 0,67
Processus condylaire seul		
Fréquence Pourcentage	5 1,12	4 0,9
Processus angulaire seul		
Fréquence Pourcentage	2 0,45	2 0,45
Aucun processus		
Fréquence Pourcentage	50 11,24	32 7,19

Autres types
Partie postérieure sans dents
29 6,5
Partie antérieure de la rangée molaire
15 3,37
Partie moyenne de la rangée molaire
7 1,57

FIG. 6. — Catégories de fragmentation et proportions des mandibules d'insectivores du Monte di Tuda.

Os	Fragment proximal	Diaphyse	Fragment distal	Diaphyse proximale	Diaphyse distale
Humérus N = 385					
Fréquence	36	25	66	54	204
Pourcentage	8,39	20,5	22,37	14,02	52,99
Ulna N = 219					
Fréquence	91	18	14	270	0
Pourcentage	43,63	29,54	2,7	43,83	0
Fémur N = 394					
Fréquence	55	8	20	242	69
Pourcentage	24,31	22,58	7,53	61,42	17,51
Tibia N = 461					
Fréquence	120	75	41	122	103
Pourcentage	26,31	27,25	13,44	26,46	22,34

FIG. 7. — Catégories de fragmentation et proportions des os longs des membres de l'échantillon VIo du Monte di Tuda.

de fragments de maxillaires (65,33 %). Sur les crânes, la plupart des maxillaires sont entiers (58,33 %), c'est la boîte crânienne qui est préférablement touchée.

La figure 5 donne les effectifs et les pourcentages pour chaque catégorie de fragmentation des mandibules de rongeurs murinés. Les mandibules complètes sont celles qui n'ont aucune fracture, sans tenir compte de la présence ou non des dents. Les mandibules à rangée molaire entière dominent (62,85 %), les cassures intervenant surtout au niveau des processus. Des trois processus, le coronoïde et l'angulaire sont le plus souvent cassés à l'intérieur des différentes combinaisons de fractures. On retrouve cependant beaucoup plus de mandibules sans processus. Dans l'échantillon fossile, 2,41 % des mandibules sont intactes, ce qui est peu par rapport aux données des prédateurs aviens actuels (Andrews 1990).

La figure 6 donne le nombre des principaux types de fractures et leur pourcentage, pour les mandibules d'insectivores et chiroptères du niveau VI. Dans le matériel fossile, 23,82 % des mandibules sont entières, ce qui est nettement plus élevé que le pourcentage des mandibules de rongeurs. Comme pour les crânes, ceci est probablement dû à une préservation différentielle. Ce pourcentage s'élève jusqu'à 57,98 % si on ne tient plus compte des cassures sur les processus. Le processus angulaire, qui est le plus fin, donc le plus fragile, est souvent cassé.

De nombreuses différences dans la préservation des restes crâniens et mandibulaires sont donc

observées dans ce site pourtant récent. Les implications de cette conservation différentielle seront discutées plus loin.

En ce qui concerne les principaux os longs, la figure 7 donne les pourcentages de fragmentation des fémurs, humérus, ulna, tibia pour chaque type de fracture. Le pourcentage de chaque catégorie (complet, partie proximale, diaphyse et partie distale) a été calculé à partir de l'effectif total. Pratiquement la moitié des humérus sont entiers, ce qui représente la proportion maximale pour ces quatre os. Les ulnae, eux, sont les plus fragmentés pour 75 % d'entre eux. Les parties proximales des fémurs, ulnae et tibiae sont les plus nombreuses parmi le matériel fragmenté, tandis que pour les humérus ce sont les parties distales et pour les tibiae les diaphyses.

En ce qui concerne les os plats, aucune scapula et aucun pelvis ne sont trouvés entiers (Tableau 2). La partie distale de la scapula est toujours altérée, le bord caudal de l'ischion est toujours absent du pelvis, le pubis et l'ischion disparaissent souvent avant le pubis. Les côtes sont extrêmement fragmentées, contrairement aux petits os compacts tels que les astragales, calcaneums et phalanges.

D'après ce que laisse entrevoir la fragmentation des mandibules et des os post-crâniens, le matériel du Monte di Tuda a subi une fragmentation très importante. Andrews (1990) soulignait déjà ce fait en insistant sur la fragilité des os dans les sites fossiles et la quantité d'agents pouvant les fracturer après la prédation. L'étude comparative de la fragmentation des éléments crâniens des rongeurs Murinae et des Crocidurinae montre l'importance des phénomènes de conservation différentielle.

Analyse des altérations de surface

L'étude de la surface des os et des fractures à la loupe binoculaire et au M.E.B. permet d'observer d'une part l'existence de traces de digestion, et, d'autre part, renseigne sur les altérations post-prédation subies par les ossements fossiles.

Digestion

Les traces laissées sur les dents et les os par la digestion commencent à être bien connues. Andrews (1990), Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) ont défini des grades de digestion pour les incisives, les molaires et le post-crânien. La proportion de restes dentaires digérés pour chaque grade permet de classer les prédateurs en cinq grandes catégories (Tableau 3). Quelques observations supplémentaires des caractéristiques de la digestion ont été faites sur des pelotes de chouette effraie (catégorie 1), de chouette hulotte (catégorie 3), du faucon crécerelle (catégorie 4), de mangouste (catégorie 5), afin de permettre une meilleure comparaison avec les restes du Monte di Tuda (Fig. 8). Les photographies présentées ici aident à la reconnaissance des traces de digestion des grades modérés et forts. Pour les exemples de digestion légère, se reporter à Andrews (1990).

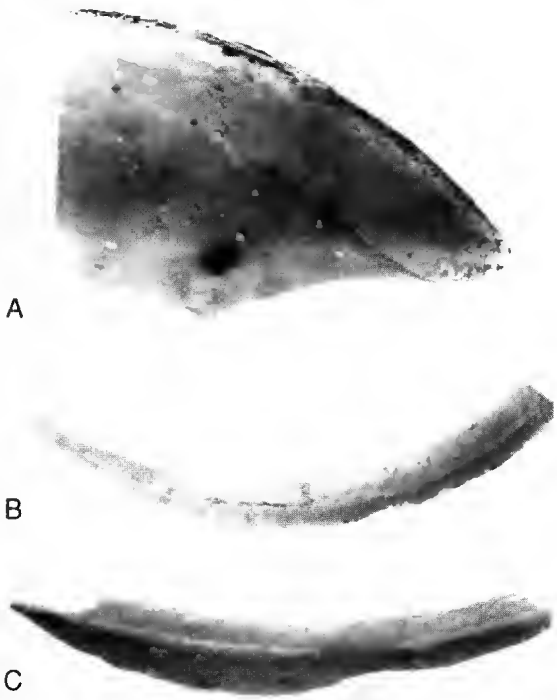


Fig. 8. — Exemples de digestion des incisives provenant de pelotes de régurgitation de différents prédateurs. **A**, incisive supérieure de rongeur provenant de pelote de *Tyto alba* (x 41,3). Les incisives de rongeurs digérées par la chouette effraie ne portent que rarement de telles traces d'altération. En effet, lorsqu'elles sont affectées par les sucs digestifs, c'est en majorité de façon très légère (catégorie 1). On peut y voir que l'émail de l'incisive est altéré en surface et que le bord qui le sépare de la dentine est ondulé. **B**, la chouette hulotte (*Strix aluco*), qui appartient à la catégorie 3, a réalisé une digestion de grade modéré à fort sur l'incisive présentée sur cette photo (x 8,9). On voit bien l'ondulation de la dentine. **C**, incisive inférieure de rongeur provenant de pelotes de *Falco tinnunculus* (catégorie 4). Le grade de digestion est fort (x 8,9).

TABLEAU 3. — Catégories de digestion des prédateurs aviens et mammaliens. Les valeurs des pourcentages des molaires et des incisives digérées sont les minimales et les maximales observées pour chaque catégorie d'après Andrews (1990).

CATÉGORIE DE DIGESTION	DIGESTION DES MOLAIRES	DIGESTION DES INCISIVES
1 Digestion absente à minimale molaires : 0-3 % incisives : 8-13 %	*Asio otus, A. flammeus* *Tyto alba* *Bubo lacteus*	*Asio flammeus* *Tyto alba* *Nyctea scandiaca*
2 Digestion modérée molaires : 4-6 % Incisives : 20-30 %	*Bubo africanus* *Strix nebulosa* *Nyctea scandiaca*	*Bubo lacteus* *Strix nebulosa* *Asio otus*
3 Digestion forte molaires : 18-22 % incisives : 50-70 %	*Bubo bubo* *Strix aluco*	*Bubo bubo, B. africanus* *Strix aluco, Athene noctua*
4 Digestion très forte molaires : 50-70 % incisives : 60-80 %	*Athene noctua* *Falco tinnunculus* *Falco peregrinus*	*Falco tinnunculus* *Falco peregrinus*
5 Digestion extrême molaires : 50-100 % incisives : 100 % dentine corrodée	*Milvus milvus* *Circus cyaneus* *Buteo buteo*	*Circus cyaneus* *Buteo buteo*

La totalité des incisives de la concentration fossile du Monte di Tuda (*in situ* et isolées) a été observée. Il apparaît que la plupart des incisives présentent des traces de digestion légère telles qu'elles ont été décrites par Andrews (1990) et Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) (Fig. 9A-D, Tableau 4). Dans ce cas, soit la digestion affecte légèrement toute la surface de l'émail, soit elle se concentre seulement sur la pointe de l'incisive où l'émail est enlevé. Seulement cinq incisives supérieures montrent un grade plus élevé de digestion, mais toujours de façon modérée (Fig. 9E). Les incisives isolées du matériel sont souvent altérées à leur extrémité occlusale seulement (comme le montre, par exemple, la figure 9C). Cela permet d'affirmer que la séparation des mâchoires s'est faite après leur dépôt. Le pourcentage de digestion estimé est un peu plus élevé pour les incisives inférieures, mais il ne dépasse jamais 6 %.

Les molaires de l'échantillon du Monte di Tuda sont bien conservées et aucune (rongeur ou insectivore) ne présente de traces d'altération par les sucs digestifs. Les quatre molaires attribuées au taxon endémique *Rhagamys orthodon* et celle de *Tyrrhenicola henseli* ne présentent pas non plus de traces de digestion.

De par le faible taux de digestion observé sur les dents, seules les têtes fémorales ont été étudiées car il est plus facile d'y reconnaître les altérations des sucs digestifs (Fig. 10). Dans le matériel du Monte di Tuda, les attaques digestives sur les

TABLEAU 4. — Digestion des incisives du niveau VIo du Monte di Tuda.

Dent	Dents digérées	NR total	% estimé
Incisive sup. isolée	42	756	5,55
Incisive inf. isolée	43	741	5,80
Incisive sup. *in situ*	2	84	1,19
Incisive inf. *in situ*	18	312	5,13
Total	102	1893	5,39

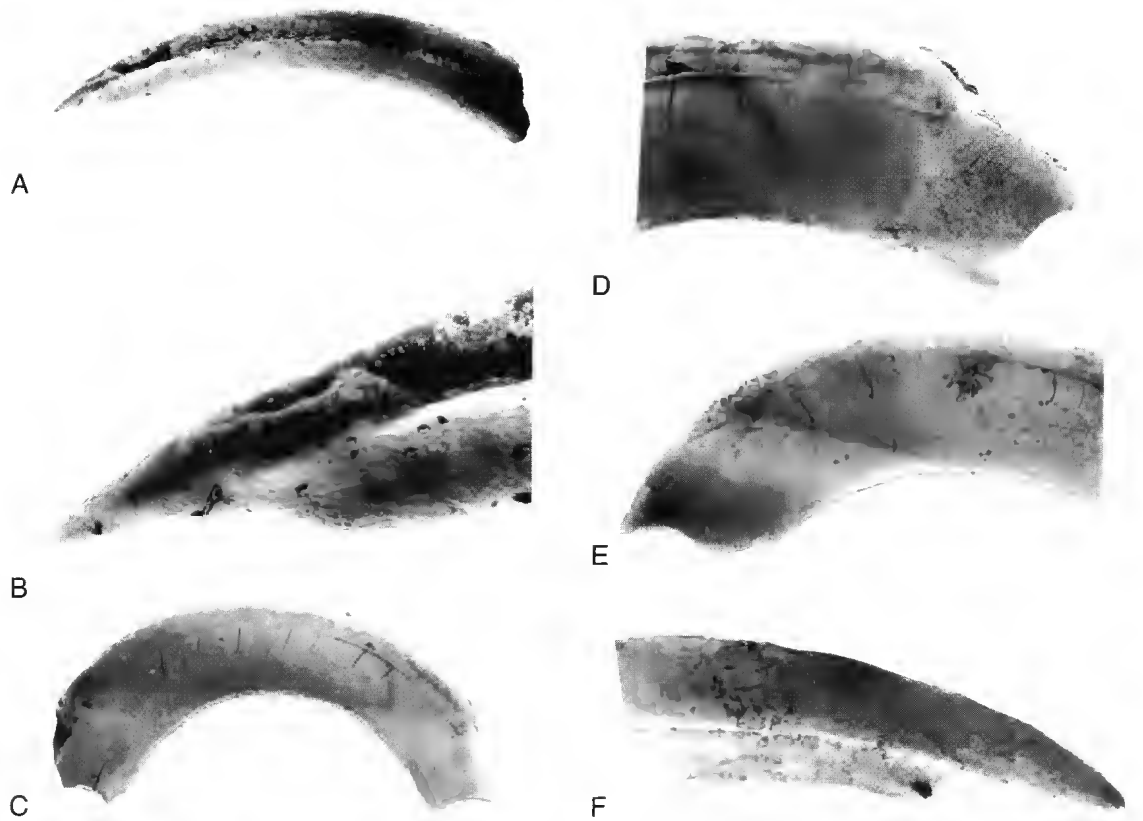


FIG. 9. — Traces de digestion sur les incisives fossiles du niveau VI du monte di Tuda. **A**, incisive inférieure de rongeur (x 8,9). **B**, agrandissement de la photo précédente (x 41,3). L'émail a été affecté par une digestion légère. **C**, incisive supérieure (x 11,8). **D**, agrandissement de la photo précédente (x 26,6). La digestion légère s'est limitée à l'extrémité antérieure de la dent. Elle était donc en place lors de l'attaque digestive. **E**, incisive supérieure de rongeur (x 17,7). Grade de digestion modéré. **F**, incisive supérieure de rongeur (x 17,7). Il est difficile de reconnaître l'origine de cette altération (digestion ou attaque chimique ?).

extrémités proximales des fémurs sont très légères. La figure 11A-B montre que la digestion a effectué sur la tête fémorale une sorte de polissage qui donne aux circonvolutions de l'os spongieux un aspect émoussé. Cet aspect ne peut être confondu avec celui provoqué par l'action du sol qui laisse des crêtes d'os très aiguës (Fig. 11C). Les 560 fémurs de l'échantillon ont été observés et trois seulement ont présenté la configuration décrite plus haut. Le pourcentage de fémurs digérés pour l'échantillon est donc de 0,54 %, ce qui est plus faible que ceux donnés par Andrews pour la catégorie 1 des prédateurs.

Il n'a pas été observé de cassures typiques de la digestion (Fig. 12C), on peut donc penser que les cassures post-dépositionnelles sont nombreuses et d'origines variées, certaines pouvant être induites par le tamisage.

MODIFICATIONS POST-DIGESTION

Andrews (1990) et Fernandez-Jalvo (1992) ont énuméré la liste des modifications pouvant se produire après le processus de digestion, certaines de ces altérations commencent à être bien connues (Fernandez-Jalvo 1992).

Observation des fractures

Ces observations se sont portées sur 200 fémurs et humérus de l'échantillon. Il apparaît que 78,5 % des cassures sont caractérisées par des arêtes franches liées à des altérations physiques (Fig. 13A). Ces cassures ont l'air fraîches et pourraient avoir été engendrées par le tamisage bien que celui-ci se soit fait sous l'eau en deux étapes (2 et 1 mm). Parmi les 21,5 % qui restent, on a pu déterminer deux sources de fragmentation :

– celles qui sont survenues par suite d'altérations

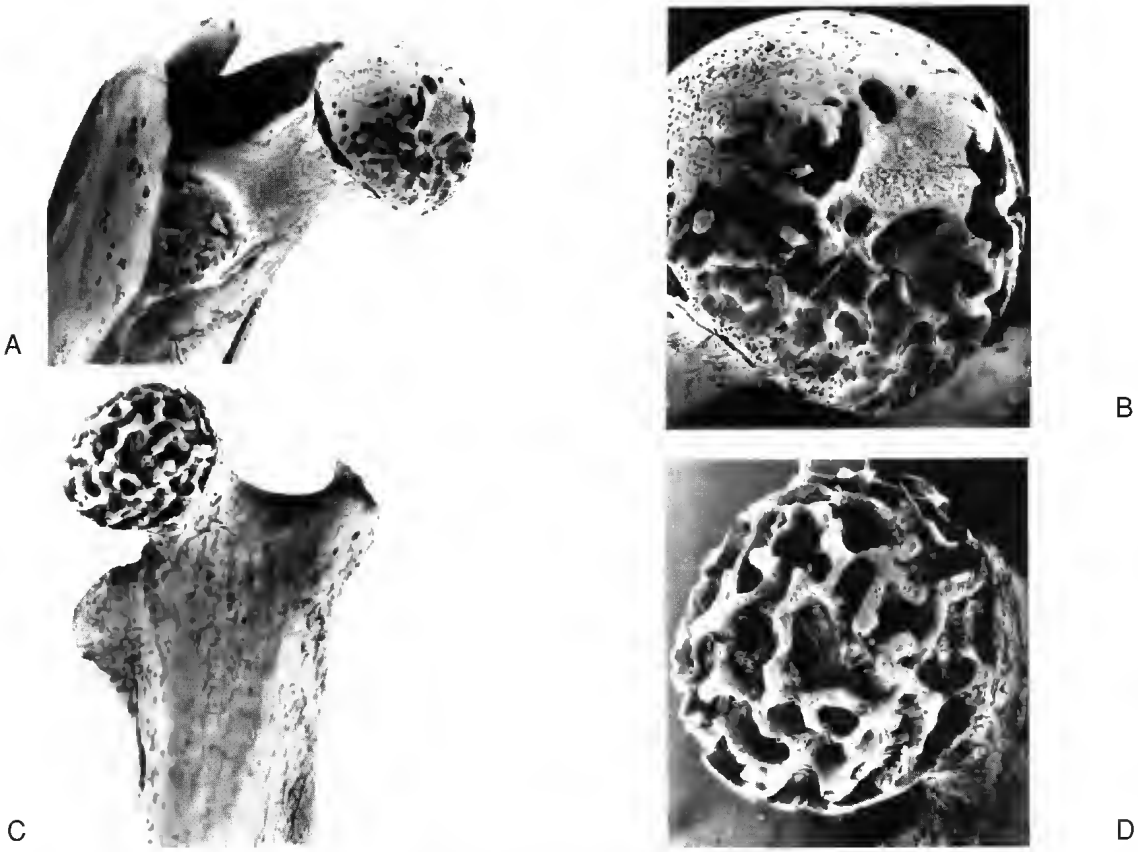


FIG. 10. — Exemples de digestion des os longs de rongeurs provenant de pelotes de rapaces. **A**, digestion modérée de l'extrémité proximale d'un fémur issu d'une pelote de chouette effraie (x 17,7). Ce grade de digestion est peu fréquent chez *Tyto alba* où domine plutôt une digestion de type léger. **B**, détail de la photo précédente (x 41,3). Les crêtes de l'os spongieux ont un aspect émoussé typique de la digestion. **C**, digestion modérée sur une extrémité proximale de fémur provenant de pelotes de chouette hulotte (catégorie 2) (x 17,7). Toute la digestion est concentrée sur les épiphyses. **D**, détail de la photo précédente (x 41,3).

chimiques (Fig. 13B) ;
– celles engendrées par les attaques des radicelles qui peuvent provoquer le morcellement des os (Fig. 13C). Ces deux types d'altération seront décrits plus loin.

Observation des altérations

Piétinement (trampling). Du fait de son accès difficile, parce qu'il est situé sous une falaise et ouvre à 3 m au-dessus de l'éboulis, l'abri du Monte di Tuda n'a pu être fréquenté par de grands mammifères, ce qui réduit considérablement toute fréquentation humaine. On observe cependant quelques traces de piétinement sur les os des micromammifères, dont certaines auraient pû être provoquées très récemment par les fouilleurs. Ces altérations sont plus visibles sur les diaphyses des os long, c'est pourquoi les observations ont porté sur les fémurs et les humérus contenus dans l'échantillon.

La figure 14A montre, sur la diaphyse d'un fémur, différents groupes de stries parallèles, à droite des traces de racines. La figure 14B est un agrandissement de ces stries. On voit bien que suivant la forme de l'objet sur lequel l'os a frotté, les stries sont plus ou moins larges.

L'observation de 200 fémurs et 200 humérus (100 entiers et 100 cassés pour chacun d'entre eux) sous loupe binoculaire montre un pourcentage de 10,5 % d'os altérés pour les fémurs et humérus entiers contre 21,5 % d'altérations sur les os déjà cassés. D'après ces observations, les ossements cas-

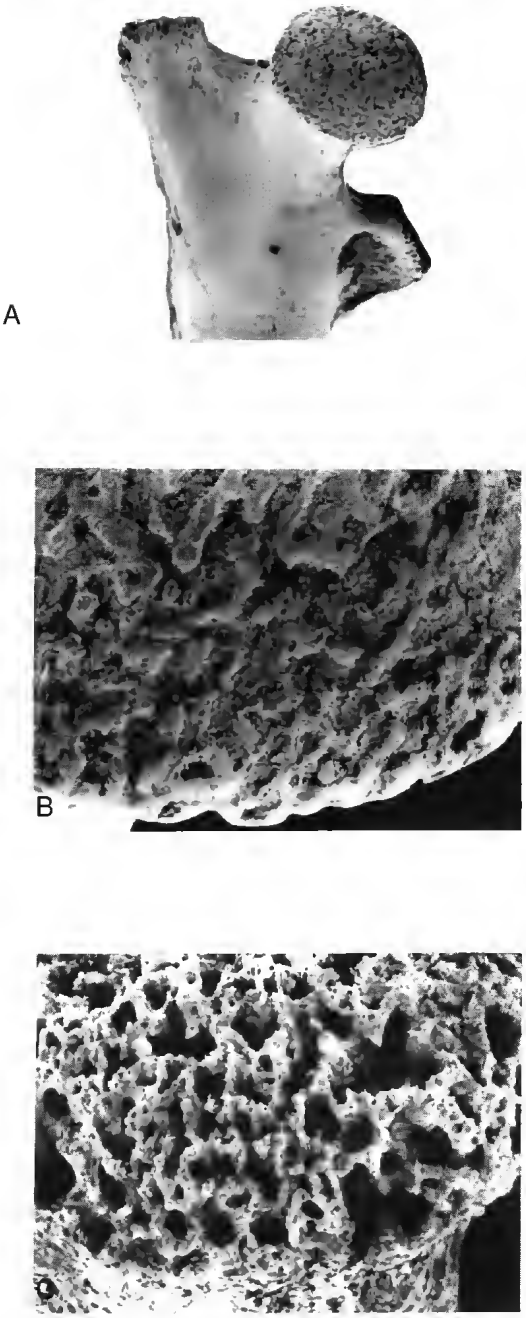


FIG. 11. — Traces de digestion sur les os longs fossiles du niveau VIo du Monte di Tuda. **A**, extrémité proximale d'un fémur (x 8,6). L'altération digestive est faible mais étendue à toute la région épiphysaire. **B**, agrandissement de la tête de fémur de la photo A (x 59). Les crêtes de l'os spongieux ont un aspect émoussé. **C**, tête de fémur ayant subi une dissolution dans le sol (x 41,3). La zone de l'épiphyse est beaucoup plus rugueuse, les crêtes sont acérées et non émoussées comme sur la photo précédente.

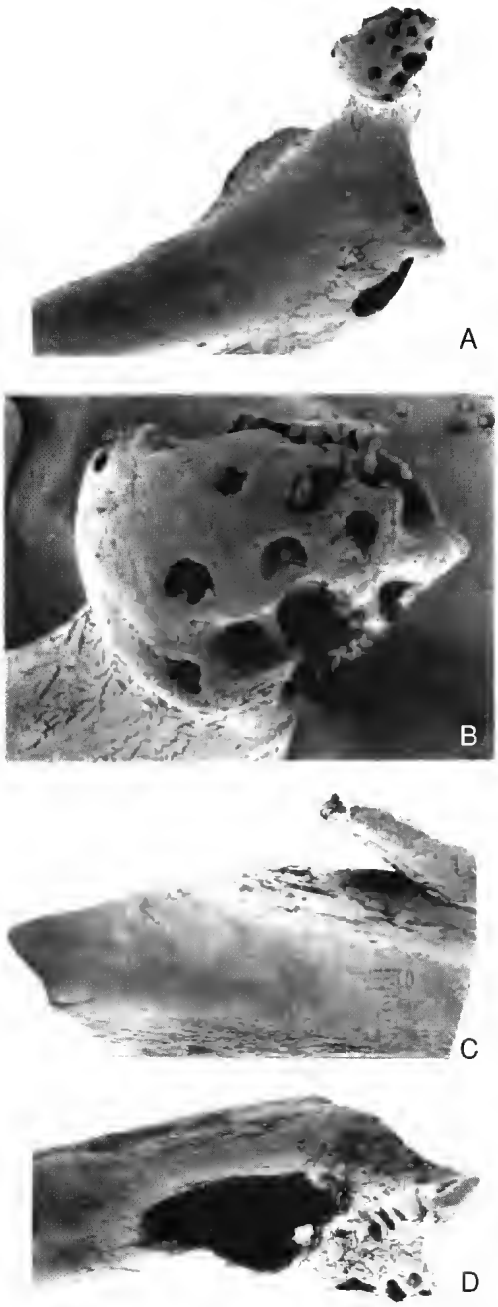


FIG. 12. — **A**, grade de digestion fort à extrême sur une extrémité proximale de fémur issu d'une pelote de *Falco tinnunculus* (catégorie 4). La diaphyse est affectée en totalité, une partie de la tête a disparu (x 17,7). **B**, détail de la photo précédente (x 41,3). **C**, digestion forte sur un tibia-fibula provenant de fèces de mangouste (catégorie 5) (x 11,8). La digestion a altéré la diaphyse de l'os qui présente de fines fissures. Les bords des cassures sont émoussés. **D**, partie distale du tibia-fibula de la photo **C** (x 11,8).

sés ont subi des frottements plus importants. Mais il n'est pas évident que le piétinement soit la cause de toutes les fracturations et des striations observées ici. D'après Andrews (1990), les cassures causées par ce type d'altération sont assez faibles pour les os longs mais très importantes pour les mandibules. Les ossements du Monte di Tuda ont tous été récoltés par tamisage; les effets de ce dernier ne sont pas connus de façon quantitative, mais il est certain que certaines des cassures aux arêtes fraîches peuvent lui être attribuées.

Exposition aérienne aux intempéries du climat (weathering). Certains os longs de l'échantillon sub-fossile montrent de fines fissures le long des fibres de collagène, visibles seulement en fort grossissement (Fig. 15A, sur laquelle on peut voir les fissures sous les traces de piétinement).

L'extrémité proximale d'un fémur (Fig. 16) montre aussi ce type de fissuration, même sur l'articulation. Les fentes les plus larges ont été exagérées par le vide du microscope électronique à balayage. Pourtant on peut voir de fines craquelures qui suivent la structure haversienne de l'os. Ces fines fissures ne sont visibles que sous fort grossissement, il n'a donc pas été possible de calculer un pourcentage de ce type d'altération sur le post-crânien.

Certaines incisives, en très faible proportion (1,2 %), ont perdu une partie de leur émail qui s'est fracturé de façon nette. Parfois, il y a séparation de la dentine et de l'émail. Un nombre beaucoup plus important de molaires présente des fissurations (17,66 %). La figure 17 montre la première molaire supérieure d'un rat avec des craquelures. D'après Andrews (1990), cela vient du rétrécissement différentiel de l'émail et de la dentine lors de l'exposition aux intempéries climatiques et indique que ce matériel aurait été exposé aux agents atmosphériques durant une période allant de zéro à cinq ans (Andrews 1990).

D'après les études antérieures (Vigne comm. pers.), lors de la mise en place du niveau VI, le porche est largement ouvert. La grotte offre tout de même une certaine protection aux intempéries. Par exemple, bien qu'exposée au sud, elle reste à l'ombre en été (Vigne *et al.* sous presse). Or les rayons du soleil provoquent une forte altération macroscopique sur les surfaces exposées des éléments squelettiques (Tuross *et al.* 1989). À cause de ces conditions de protection, la durée d'exposition des os à l'air libre reste incertaine. Elle a néanmoins eu lieu, et dans un milieu probablement pas trop sec.

Transport. On a vu que le pourcentage de représentation n'a pas mis en évidence une sélection du matériel osseux. Aucune observation de polissage des os ne permet d'indiquer qu'il y a eu transport par l'eau. Le sédiment du niveau 1a est un silt organique et ne montre pas du tout de signes de ruissellement.

Influence du pH. D'après les expériences effectuées par Fernandez-Jalvo (1992), les altérations liées au pH sont identifiables. En effet, sur les dents d'une mandibule ayant séjourné dans de l'acide chlorhydrique à 50 %, l'émail est plus fortement affecté que la dentine. Par contre, au contact d'une base forte, l'émail des dents reste

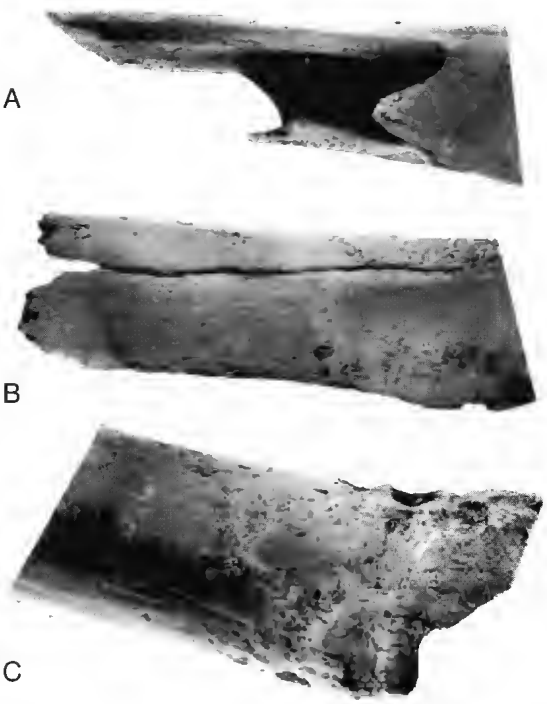


Fig. 13. — Observation des cassures sur les ossements du Monte di Tuda. **A**, Humérus cassé (x 17,7). La cassure aux arêtes aiguës a été provoquée par des forces physiques postérieures à la fossilisation. **B**, cassure d'un fémur liée à une altération chimique du sol (x 8,9). Les arêtes de cette cassure sont irrégulières. **C**, fémur altéré par l'action des racines (x 17,7).

intact et seule la dentine montre des fissures en mosaïque. Dans ce dernier cas, la surface de la mandibule montre une forte desquamation. Cette dernière se différencie des desquamations provoquées par les agents météorologiques. En effet elle ne s'accompagne pas de crevasses longitudinales qui caractérisent les premiers stades d'altération par le climat.

Dans le matériel du Monte di Tuda, on trouve des altérations comparables à celles décrites en condition de milieu basique par Fernandez-Jalvo (1992). La figure 18A montre une incisive dont la dentine est très altérée et s'écaille en mosaïque. Le même type de desquamation est visible sur la diaphyse d'un fémur (Fig. 18B). Ces altérations concernent 9,33 % du matériel. D'après Fernandez-Jalvo (1992), les altérations de milieu basique sont plus fréquentes dans des grottes s'ouvrant dans la roche calcaire. Les conditions de pH élevé y sont plus constantes que dans d'autres milieux. Or la grotte du Monte di Tuda s'ouvre dans du calcaire triaso-liasique (Vigne comm. pers.).

Malgré tout, il existe dans l'échantillon des altérations similaires à la corrosion d'un sol acide. La figure 18C en donne un exemple avec l'extrémité proximale d'un fémur très altéré montrant une surface décapée (détail sur la Fig. 18D). Cet aspect paraît similaire à celui obtenu lors d'une attaque d'acide organique (Andrews 1990). 12,66 % des os présentent ce type d'altération qui est à mettre en relation avec les altérations dues aux racines et la présence d'acides humiques du sol.

Modifications chimiques d'origine organique. Des traces de racines sont observables sur la presque totalité des ossements. Seuls certains éléments parmi les petits os (quelques vertèbres ou phalanges) en sont dépourvus. Ces traces présentent des formes concaves et très variables. Elles prennent sur les os une couleur brune qui les rend très visibles à l'œil nu. Les racines altèrent aussi bien la surface osseuse (Fig. 19A) que l'émail ou la dentine (Fig. 19B). Les morcellements produits par ces altérations peuvent se superposer et produire des cassures, comme le montre la figure 13C. Parfois les racines pénètrent au centre de la cavité médullaire des os longs en perforant l'os aux épiphyses ou en faisant des trous circulaires dans la diaphyse. À un fort grossissement (Fig. 19C) on voit bien la trace superficielle de la racine qui s'agrandit jusqu'à la perforation. Ces trous sont petits, ne dépassant pas 0,3 mm de diamètre. À un très fort grossissement, une trace de racine montre de fines formes tubulaires (rhizolithes) qui pénètrent l'os profondément (Fig. 19D).

Il a été observé sur les os du Monte di Tuda des tâches noirâtres de manganèse. 26 % des fémurs et humérus possèdent des tâches éparses n'atteignant qu'un peu plus d'un millimètre d'épaisseur. Ces traces de manganèse indiquent la présence d'eaux stagnantes ou d'un sol humide (Fernandez-Jalvo 1992).

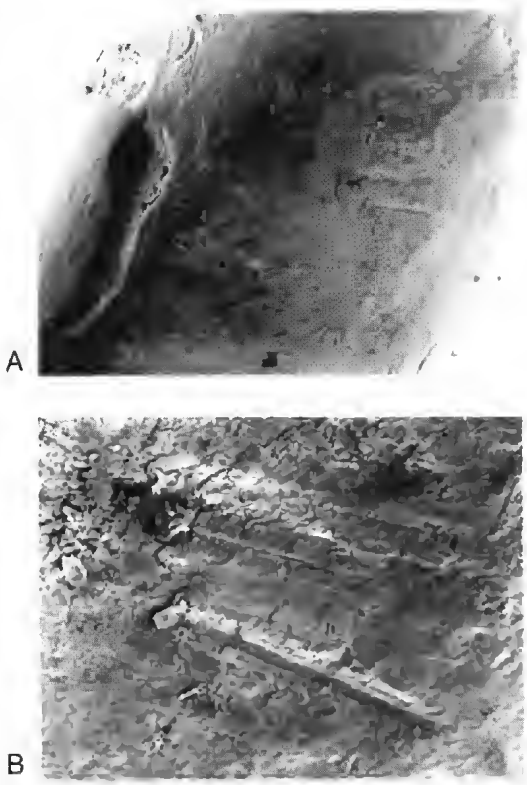


Fig. 14. — Autres altérations sur les ossements du niveau VIo du Monte di Tuda. **A**, diaphyse d'un fémur sur laquelle apparaissent les traces de piétinement (x 41,3) ; à gauche de la photo on remarque la trace laissée par l'action des racines. **B**, détail de la photo précédente dans la zone des stries parallèles caractéristiques du piétinement (x 177).

FIG. 15. — **A**, diaphyse d'un fémur montrant sous les traces de piétinement (stries parallèles) de fines fissures qui suivent la structure de l'os attribuées à l'exposition au climat (x 88,5). **B**, fémur très altéré par les trous de racines (x 11,8). **C**, détail de la photo précédente (x 118).

DISCUSSION

DÉTERMINATION DU PRÉDATEUR

En ce qui concerne la représentation squelettique et la fragmentation des restes osseux de la fraction VIo de la couche 1a du Monte di Tuda on observe un pourcentage de représentation moyen faible (PR = 30,69 %), et un pourcentage de fragmentation très élevé (PF = 74 %). Cette dernière valeur est classique pour les sites fossilifères où les taux de fragmentation sont souvent très élevés (Andrews 1990). On a vu que le taux de fragmentation ne résulte pas uniquement de l'ingestion ou de la digestion, mais aussi des altérations post-mortem (piétinement, tamisage, action des racines). Il est cependant difficile de séparer la part de chacun de ces facteurs et il est donc difficile d'utiliser ce critère pour déterminer le prédateur responsable de l'accumulation du Monte di Tuda.

Le nombre de maxillaires isolés ou associés aux crânes permet dans certains cas de caractériser les grands types de prédateurs selon Andrews (1990). Reflétant le mode d'ingestion du prédateur, il représente un critère parmi les autres. Ainsi, pour les mammifères carnivores aucun maxillaire associé au crâne n'est présent ; pour les rapaces diurnes le pourcentage de cette même association est de 5 à 9 % de maxillaires sur le crâne. Pour les rapaces nocturnes (à l'exception d'*Athene noctua*, 0 %) le pourcentage est de 17 à 58 % de maxillaires en connection. Seuls les insectivores du Monte di Tuda possèdent des maxillaires en connection et ce taux y atteint 48,8 %, une valeur caractéristique des rapaces nocturnes. Si on inclut les Murinae, ce pourcentage tombe à 9,67 %, ce qui est proche des valeurs données par les rapaces diurnes.

Pour les rongeurs, les insectivores et les chiroptères sub-fossiles, 8,44 % des mandibules sont entières (catégorie avec les trois processus, sans tenir compte des molaires). D'après Andrews (1990), ce pourcentage est trop élevé pour les assemblages de mammifères carnivores (0 %), pour les rapaces diurnes (2 à 4 %), ainsi que pour le strigiforme *Athene noctua*, la chouette chevêche (0 %), actuellement présente en Corse. Parmi les rapaces nocturnes étudiés par Andrews, seules les pelotes de *Bubo africanus* donnent un pourcentage équivalent (7 %) ; or cet oiseau n'est

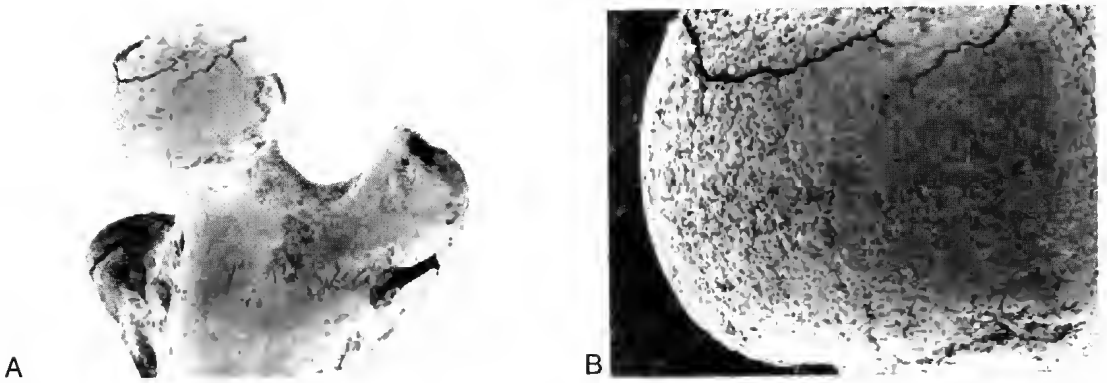


FIG. 16. — **A**, extrémité proximale d'un fémur très altéré par les agents atmosphériques et les racines (x 17,7). **B**, détail de la photo A (x 59), les craquelures sont caractéristiques de l'exposition au climat.

pas européen. Pour les assemblages des autres prédateurs, 19 à 89 % des mandibules sont intactes, ce qui est nettement plus élevé que le pourcentage calculé pour les restes sub-fossiles du Monte di Tuda.

Les résultats de l'étude de la fragmentation et de la représentation osseuses donnent des résultats contradictoires en fonction du type de proie ou du critère considéré. Ces critères ne sont donc pas suffisants pour conclure à l'origine du prédateur du Monte di Tuda. Par contre, les traces de digestion sur les dents et les fémurs indiquent que nous avons bien affaire à une concentration provenant d'une coprocœnose de rapace nocturne. En effet, les grades de digestion observés sont faibles et la proportion d'éléments altérés est minimale (6 % d'incisives, 0 % de molaires, 0,54 % de fémurs montrant des traces de digestion). Ces valeurs rejoignent celles déterminées pour les rapaces nocturnes de la catégorie 1 d'Andrews (1990). Un très faible nombre de dents présente des altérations digestives un peu plus prononcées (digestion modérée). Ceci peut être la conséquence de la digestion par un jeune oiseau, ou bien d'une meilleure exposition aux sucs digestifs. En effet, ces dents sont altérées sur toute la surface de l'émail, ce qui prouve qu'elles étaient séparées des mâchoires pendant la digestion.

FIG. 17. — Première molaire supérieure de *Rattus* présentant des fissurations de l'émail et de la dentine attribuées à l'exposition au climat (x 17,7).

Les rapaces nocturnes actuels de Corse entrant dans la catégorie 1 d'Andrews (sur la base de la digestion) sont : la chouette effraie (*Tyto alba*), le hibou des marais (*Asio flammeus*), le hibou moyen duc (*Asio otus*). *Tyto alba* est la chouette qui produit le moins de modifications et correspond, pour tous les critères établis par Andrews (1990, classification générale prenant en compte, en plus de la digestion, les modifications des restes osseux), à la catégorie 1. Par contre, le hibou des marais et le moyen-duc montrent des différences dans le taux de cassures crâniennes et mandibulaires et la perte des éléments distaux postcrâniens (Andrews 1990). *Asio otus* est classé plus souvent dans la catégorie 2 d'Andrews qu'*Asio flammeus*. Les restes du Monte di Tuda montrent une surfragmentation trop importante pour que l'on puisse comparer directement les proportions

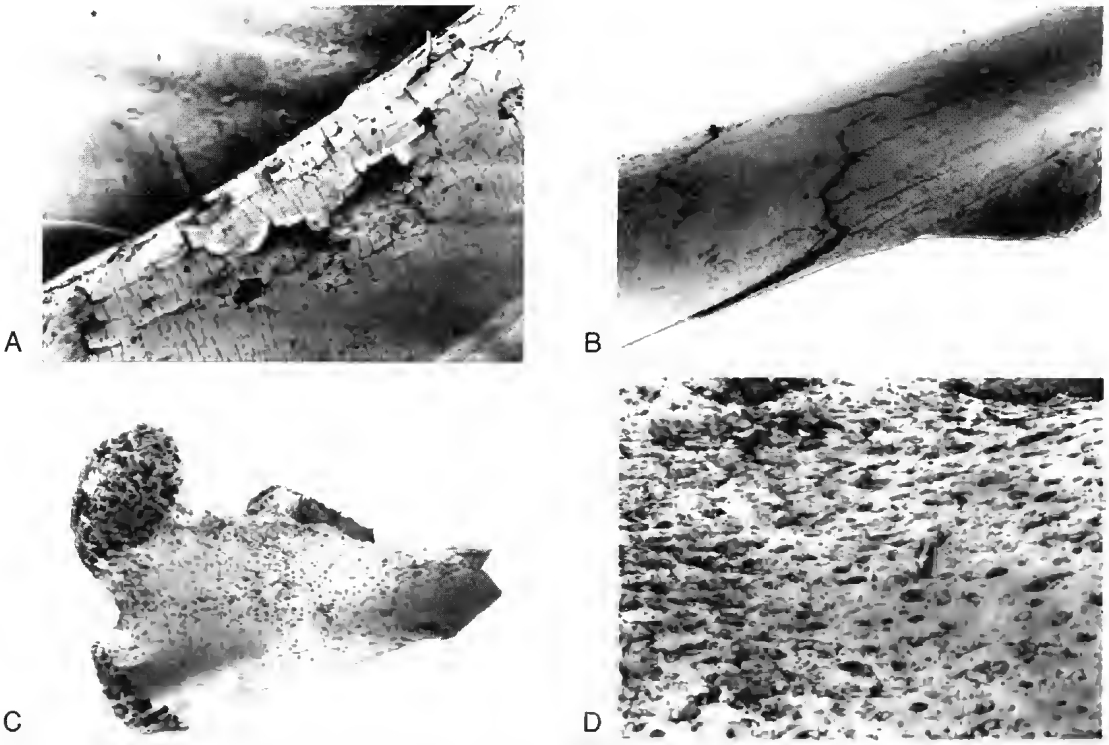


FIG. 18. — Altérations chimiques sur les ossements du niveau VI du Monte di Tuda. **A**, incisive supérieure de rongeur (x 59). La dentine présente des craquelures en mosaïques et s'écaille. Ceci est attribué à une corrosion par un sol basique ou alcalin. **B**, desquamation de l'os sur la diaphyse d'un fémur due aux intempéries climatiques et montrant des différences par rapport aux craquelures produites par l'environnement alcalin (x 17,7). **C**, fragment proximal d'un fémur très altéré par le pH acide du sol (x 8,9). **D**, détail de la photo C (x 41,3).

des éléments squelettiques à ces trois prédateurs. Cependant, le très faible taux d'incisives digérées, trouvées au Monte di Tuda (moins de 6 %), est très similaire à celui de *Tyto alba* (5 %) et plus éloigné de celui d'*Asio flammeus* (13 %) et d'*Asio otus* (27 %). De même les grades de digestion correspondent plutôt à *Tyto alba*.

La détermination taxonomique du matériel de l'échantillon de la fraction VI met en évidence la présence de neuf espèces de rongeurs, insectivores et chiroptères (Tableau 5). Le nombre de mandibules, de maxillaires et de dents isolées est donné pour chaque espèce, ainsi que le nombre minimum d'individus et son pourcentage dans l'échantillon. L'examen de la liste faunique apporte des renseignements supplémentaires sur le prédateur de la catégorie 1 d'Andrews responsable de l'accumulation du Monte di Tuda. En effet, parmi les trois prédateurs possibles suggérés par l'analyse de la digestion, deux sont des prédateurs sélectifs. *Asio otus* exclut les crocidures de son régime et *A. flammeus* sélectionne exclusivement les campagnols. Les campagnols sont absents de Corse, et *A. flammeus* est actuellement très rare en Corse (Thibault 1983) où il ne nicherait que sur le littoral oriental. Son régime alimentaire n'est pas connu. Les Crocidurinae, très bien représentés dans le niveau VI du Monte di Tuda, confirment l'élimination d'*A. otus*. Par contre, l'absence de campagnols en Corse ne permet pas d'écarter totalement la présence d'*Asio flammeus*. Seul le critère de digestion permet donc de conclure à la prédation par *Tyto alba* de micromammifères du Monte di Tuda.

CONSERVATION DIFFÉRENTIELLE ET FOSSILISATION

Des modifications préférentielles des ossements

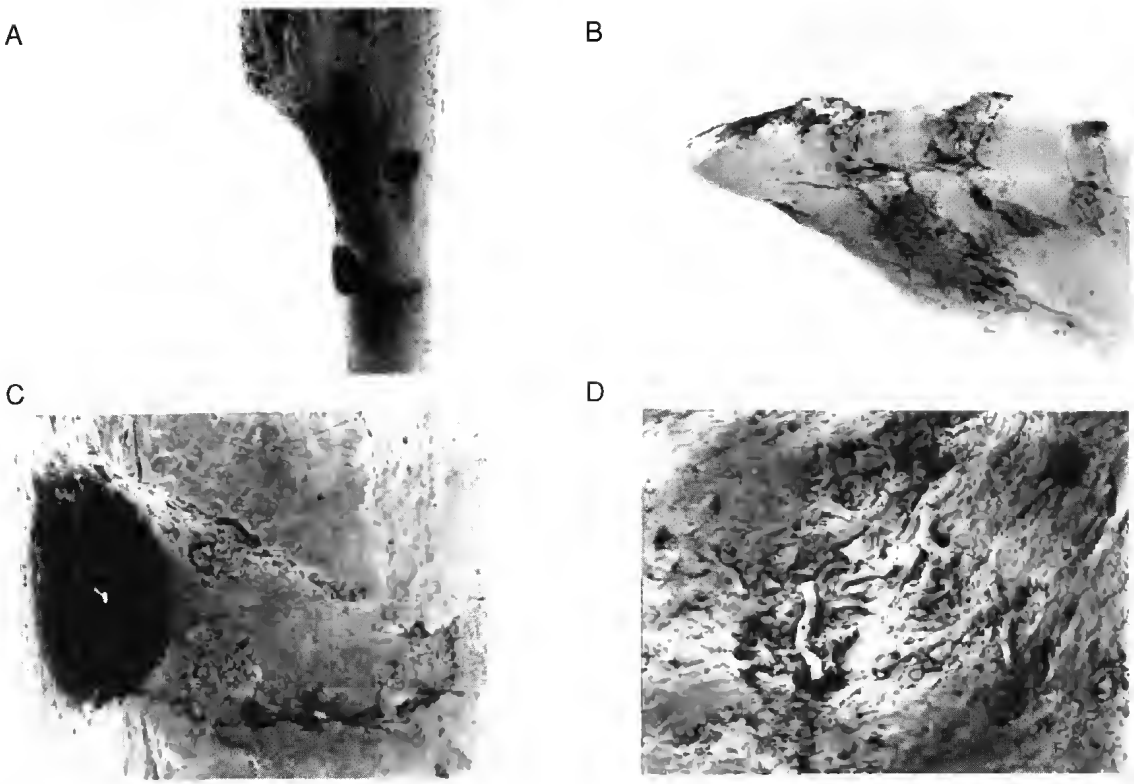


FIG. 19. — Altérations chimiques d'origine organique sur les ossements du niveau VI du Monte di Tuda. **A**, traces de racines sur la diaphyse d'un fémur (x 17,7). **B**, traces de racines sur l'émail et la dentine d'une incisive supérieure de rongeur (x 26). **C**, détail de la photo A (x 88,5). **D**, fines formes tubulaires pénétrant dans l'os (myceliums, radicelles calcifiées ou rhizolithes ?) (x 177).

ont été observées dans des pelotes de régurgitation de rapaces (Denys *et al.* sous presse). Elles s'observent au niveau des taxons et de certains éléments squelettiques plus robustes ou plus denses (Lyman *et al.* 1992) que d'autres. La conservation différentielle est une des causes probables de fossilisation préférentielle de certains taxons et ossements. En effet, même si l'on retrouve rarement des restes crâniens fossilisés de micromammifères, la destruction préférentielle des maxillaires et des mandibules de certaines espèces favorisera la dispersion des molaires et des incisives qui, une fois sorties des alvéoles, seront encore plus facilement mobilisées ou détruites lors des processus de fossilisation et de diagénèse. Il a d'ailleurs été montré (Andrews 1992) que les incisives et les molaires *in situ* montrent une digestion moins étendue et plus légère que les molaires isolées. Les biais supplémentaires introduits dans les listes fauniques fossiles par la conservation différentielle ne sont pas faciles à estimer. Denys *et al.* (sous presse) ont par exemple montré le taux de conservation préférentiel des crânes des Gerbillinae par rapport à ceux des Murinae dans des pelotes de régurgitation de *Bubo bubo ascalaphus* en Algérie avec les conséquences sur l'interprétation du paléoenvironnement (milieu plus aride et plus ouvert qu'en réalité). Il a donc été fait ici la même recherche en séparant les crânes et les mandibules de Crocidurinae de ceux des Murinae.

Tout d'abord, il est à noter qu'il n'existe dans le niveau VIo du Monte di Tuda aucun élément crânien en connection pour les Murinae alors qu'on observe 18,6 % de demi-crânes chez les Crocidurinae (ayant perdu uniquement la boîte crânienne). Dans l'ensemble, les rangées dentaires sont bien conservées chez les Murinae ainsi

que l'apophyse zygomatique. Les mandibules sont intactes chez 1,2 % des Murinae contre 23,8 % des Crocidurinae. Chez les Murinae, c'est la partie avant de la mandibule qui résiste le mieux, cette dernière étant plus fragile à l'arrière des M3 dans la zone des processus articulaires. Il en est de même chez les Crocidurinae, bien que les processus angulaires soient d'apparence plus robuste. Pour les Murinae il y a seulement 7,5 % des mandibules sans molaires contre 0 % pour les crocidures. Chez *Eliomys*, aucune des dents ne subsiste sur les maxillaires tandis que 2 des 17 mandibules possèdent encore une molaire en place. Chez *Rattus*, 8 des 26 maxillaires possèdent encore au moins une molaire contre plus de la moitié des mandibules (12 sur 23).

En ce qui concerne la conservation des os, il semble que le radius soit le moins bien représenté (moins bonne représentation que les fémurs et les tibia-fibulae). Il s'agit du plus petit et du moins robuste des os longs. L'humérus est le mieux représenté des os longs du niveau VI du Monte di Tuda.

Ces différences dans la conservation des restes osseux de l'un ou l'autre des taxons de micromammifères sont importantes. La destruction des restes crâniens de Murinae est forte pour un assemblage assez récent provenant de pelotes de *Tyto alba* et témoigne des altérations secondaires importantes pouvant intervenir peu de temps après la prédation et au tamisage. Cela montre, que les restes de Crocidurinae résistent mieux aux altérations post-prédation et leur représentation dans la liste faunique du niveau VIo pourrait être légèrement meilleure (par rapport à la faune initiale) que celle des Murinae. L'examen de la liste faunique tend vers le même sens. Ceci devrait être encore plus marqué pour des sites plus anciens. De plus, selon Andrews (1990), les molaires de Crocidurinae résistent mieux à la digestion que celles des Murinae. Ces comportements différentiels doivent influer sur les processus ultérieurs de fossilisation, mais leurs effets ne sont pas encore bien connus.

Modifications post-prédation et formation du site

D'après les résultats de l'observation des cassures et de leur abondance, on constate une nette surfragmentation post-prédation, puisque les valeurs du Monte di Tuda sont toujours très différentes de celles attendues pour un rapace de la catégorie 1. De plus, les fractures causées par l'ingestion ou la digestion des proies par le prédateur ont des bords émoussés (Fig. 12C). Or seulement 21,5 % des os longs observés présentent ce type de fracture. Mais dans ce pourcentage sont comprises les cassures produites par d'autres altérations dues aux propriétés du sol, des racines et au tamisage. Le taux des fractures effectuées par l'ingestion et la digestion doit donc être très faible, ce qui est vérifié pour la chouette effraie (Andrews 1990). Une petite part de cette fragmentation secondaire peut être due au piétinement des ossements par les oiseaux (faiblement par l'homme, Vigne inédit). Elles peuvent encore survenir à cause de l'exposition aérienne prolongée. Quelques traces en témoignent, sans que la durée d'exposition soit déterminée avec certitude. De nombreuses cassures assez fraîches semblent résulter soit de l'action des racines dans le sol, soit du tamisage.

Les effets d'un transport par l'eau des éléments squelettiques n'ont pas été observés dans l'échantillon VIo de la couche 1a. Les données sédimentologiques signalent une circulation des eaux karstiques moins massive que pour les niveaux sous-jacents, et les traces de manganèse sur les os indiquent une certaine stagnation des eaux. Pourtant, des taxons endémiques, qui auraient dû avoir disparu depuis une période temporelle représentée par environ 10 cm, sont présents dans le matériel : *Rhagamys orthodon* est représenté par quatre éléments squelettiques non roulés, non digérés et *Tyrrhenicola henseli* par une seule molaire. La présence de ces taxons résulte soit de la provenance de l'échantillon pris dans une zone moins fiable stratigraphiquement, soit d'un léger remaniement à ce niveau. En effet, par rapport à l'échantillon témoin VIT pris dans la zone de référence, l'échantillon VIo serait moins fiable (Vigne comm. pers.) Les bioturbations peuvent également être la cause de remaniements de sédiment. Les racines des plantes qui ont laissé de nombreuses traces sur les os peuvent être à l'origine de ces perturbations et on retrouve des fragments d'herbacées actuelles dans le matériel. De plus elles indiquent que les ossements sont

TABLEAU 5. — Liste faunique des mammifères de l'échantillon VIo (couche 1a) du Monte di Tuda. Le NMI total est de 797 individus. Comparaison avec la liste faunique des pelotes actuelles de *Tyto alba* récoltées sous le porche et les données de Libois (1984) pour plusieurs assemblages de pelotes de *T. alba* de l'étage méditerranéen supérieur de Corse. Liste faunique de l'échantillon VIT d'après Vigne & Valladas (1996).

MONTE DI TUDA	VIo						PELOTES ACTUELLES		Libois (1984)	VIT	
	Crâne	Mx	Mdb	Mol. isol.	NMI	% NMI	NMI	% NMI	% NMI	NMI	% NMI
Muridae											
Apodemus sylvaticus		221	231	184	119	17,30	19	24,36	32.7	15	9,20
Mus musculus		461	571	252	300	43,60	19	24,36	29.1	62	38,04
Rattus rattus		19	26	92	15	2,20	5	6,41	6.1	9	5.50
Rhagamys orthodon		1	1	2	1	0,15					
Muridae indet.		141	210				4	5,13			
Myoxidae											
Eliomys quercinus		12	23	53	13	1,89	0	0	0.5	2	1,30
Arvicolidae											
Thyrrenicola henseli				1	1	0,15	0	0			
Soricidae											
Crocidura suaevolens	29	68	232	64	123	17,88	24	30,80	15	30	18,40
Suncus etruscus	19	34	210	10	114	16,60	7	8,90	5.6	44	27
Vespertilionidae											
Myotis sp.	0	0	3	5	2	0,21	0	0		1	0.61

enfouis depuis assez longtemps sous une faible épaisseur de terre. Armour-Chelu & Andrews (1994) décrivent également l'action bioturbatrice des vers de terre, qui peut être une autre cause. L'analyse micromorphologique signale qu'à ce niveau le milieu est biologiquement actif, avec homogénéisation du sédiment (Fedoroff comm. pers.).

IMPLICATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES DE L'ÉTUDE TAPHONOMIQUE

Malgré une trace de mélange qui est probablement due à la moindre qualité de l'échantillon VIo pris dans une zone stratigraphiquement plus perturbée de la grotte (Vigne comm. pers.), il semble que *Tyto alba* soit le principal prédateur responsable de l'accumulation de l'échantillon VIo de la couche 1a. C'est probablement aussi le responsable de l'accumulation de l'échantillon VIT analysé par Vigne & Valladas (1996). La couche 1a est assez épaisse (2 à 10 cm) et relativement homogène du point de vue du sédiment (Fig. 2). Sa mise en place est certainement assez similaire pour tous les niveaux (artificiellement créés tous les 3 cm pour les besoins de la fouille) qui la constituent. Il est fort probable que *Tyto alba* y soit responsable d'une partie des accumulations. Cependant, au vu de son épaisseur et devant l'existence de remaniements dus aux racines, aux vers,..., on ne peut pas, en l'absence d'étude taphonomique détaillée des autres échantillons de cette couche, éliminer l'existence d'un mélange de prédateurs ou l'existence de petits ruissellements venant modifier les assemblages fauniques. Par contre cela ne permet pas de conclure à l'origine des autres échantillons de la couche 1 (1b à 1e, mesurant environ 60 cm d'épaisseur) qui peuvent être dus à un autre prédateur ou avoir subi d'autres altérations.

Après ces réserves, l'examen de la faune du niveau VI du Monte di Tuda peut être entrepris d'un point de vue paléoenvironnemental. Néanmoins, la moindre qualité stratigraphique de l'échantillon VIo analysé ici par rapport à celui décrit par Vigne & Marinval-Vigne (1991) et Vigne & Valladas (1996) (VIT) n'autorise pas

des conclusions paléoécologiques aussi précises. Quelques remarques peuvent cependant être faites.

La chouette effraie (*Tyto alba*) est opportuniste et chasse dès la nuit tombée dans les milieux ouverts. Son domaine de chasse est limité à un rayon de deux à trois kilomètres autour de son repaire. La liste faunique du niveau VIo sera donc assez représentative du paléoenvironnement local. Cependant, il faut garder à l'esprit que la représentation des Soricidae dans la liste faunique fossile pourrait être légèrement supérieure et celle des Murinae inférieure aux proportions du régime alimentaire de la chouette à cette époque, en raison des problèmes de conservation différentielle étudiés dans un paragraphe précédent.

La liste faunique actuelle des rongeurs et insectivores de Corse est bien connue (Fayard 1984 ; Noblet *et al.* 1987) :

Muridés : *Apodemus sylvaticus*, le mulot ; *Mus musculus domesticus*, la souris domestique ; *Rattus norvegicus*, le rat surmulot (très rare) ; *Rattus rattus*, le rat noir.

Myoxidés : *Eliomys quercinus*, le lérot ; *Myoxus glis*, le loir.

Soricidés : *Crocidura suaveolens*, la crocidure des jardins ; *Suncus etruscus*, la musaraigne étrusque ou pachyure.

Les vingt-quatre espèces de chiroptères vivant en Corse ne seront pas énumérées en raison de leur très faible représentation dans le matériel fossile.

Deux taxons endémiques *Rhagamys orthodon* et *Tyrrhenicola henseli* sont présents dans le niveau VIo, alors que d'après Vigne & Valladas (1996) ils ont disparu depuis le niveau IX de la couche 1a. Seulement neuf centimètres de sédiment environ séparent les deux niveaux (Fig. 2). Le faible nombre de restes attribués à ces taxons renvoie vraisemblablement à un problème de pollution ou de remaniement. Ces deux taxons sont donc exclus de la discussion sur les listes fauniques.

Les pelotes actuelles de chouette effraie (*Tyto alba*) récoltées dans le porche de la grotte du Monte di Tuda ont une composition faunique très voisine de celle du niveau VIo (Tableau 5). D'après Libois (1984), la totalité des espèces attendues dans le spectre des proies est obtenue à partir du vingt-quatrième individu. On peut considérer ici qu'avec soixante-dix-neuf individus les pelotes actuelles d'effraie du Monte di Tuda sont représentatives du régime alimentaire de la chouette dans ce secteur. On observe quelques différences dans les proportions des listes fauniques. On constate que dans les pelotes actuelles de *Tyto alba*, les proportions de *Rattus rattus* sont légèrement supérieures, ainsi que celles d'*Apodemus*. Par contre, *Mus musculus* est beaucoup plus abondante dans l'échantillon VIo. Les Crocidures montrent également des différences de proportions. Par rapport aux données générales de Libois (1984) concernant toute la Corse, on constate le plus faible nombre d'*Apodemus* et de *Rattus*, une plus forte proportion de *Mus musculus* et de *Suncus* dans la fraction VIo de la couche 1a. L'analyse de la préservation différentielle des restes crâniens avait montré que les insectivores se conservaient mieux que les Murinae. La plus grande taille d'*Apodemus* et de *Rattus* peut avoir favorisé la fragmentation plus marquée des restes crâniens et permis une moins bonne représentation de ces derniers. Les crânes de *Mus* sont plus fragiles et ce genre est représenté par un nombre élevé de molaires isolées qui peuvent facilement être emportées par l'eau ou, vu leur petite taille, passées au travers des tamis. Les biais introduits par la conservation différentielle dans les listes fauniques ne sont pas connus. Il semble cependant que devant la taille importante des échantillons VIo et VIT, les conséquences n'en soient pas trop significatives. Pour des échantillons de plus petite taille le problème reste délicat.

Le lérot est absent des pelotes de chouette effraie du Monte di Tuda. D'après Libois (1984), il se trouve en faible quantité dans le régime de l'effraie (0,5 %). Dans le niveau VI il est présent en plus grand nombre. Le lérot est mieux représenté en altitude où il préfère les forêts et les zones rocheuses. Les pelotes du Monte di Tuda ont été récoltées deux ans après un feu et leur composition faunique reflète bien sûr un milieu plus ouvert que normal dans l'étage méditerranéen supérieur. Le mulot préfère aussi les zones boisées et les maquis moyens tandis que la souris est particulièrement abondante dans les champs cultivés et les maquis bas. La faune fossile du

niveau VIo reflète donc un paysage ouvert (champs cultivés ?), nettement plus ouvert que celui donné par les pelotes deux ans après un incendie, avec cependant à proximité des îlots boisés (présence du léroi). Dans cette comparaison, où les facteurs historiques ne sont pas pris en compte, il est possible qu'*Eliomys* soit en diminution d'effectifs sur le territoire corse alors que *Rattus* serait en augmentation.
En ce qui concerne l'échantillon VIT, Vigne & Valladas (1996) montraient sa composition faunique différente de l'actuelle et le situaient comme représentant un paysage anthropique ouvert correspondant à des champs cultivés avec de la vigne et de l'olivier. Les résultats de l'analyse paléoécologique des échantillons VIo et VIT sont concordants. Cependant, les proportions de *Mus* et de *Suncus* sont encore plus élevées dans l'échantillon VIT. Les quelques différences relevées entre les deux échantillons rappellent qu'il est fondamental d'apporter le plus grand soin à la qualité et à l'abondance de l'échantillonage.

CONCLUSION

Dans cette étude taphonomique, les éléments post-crâniens du Monte di Tuda ont été répartis en de nouvelles classes de fragments squelettiques car le matériel sub-fossile s'est montré plus fragmenté que les assemblages de prédateurs actuels. De même il a été créé de nouvelles classes de fragmentation des crânes, des maxillaires et des mandibules pour les rongeurs et les insectivores. Ceci permet d'aborder d'un point de vue quantitatif les problèmes de conservation différentielle et leur importance sur les listes fauniques. La méthode taphonomique avait jusqu'ici négligé les restes fossiles qui n'appartenaient pas au groupe des rongeurs (Muridés ou Arvicolidés), comme les insectivores. Afin d'améliorer les analyses de la fragmentation, il faudrait concevoir deux méthodes différentes pour les rongeurs et les insectivores à partir d'assemblages actuels de prédateurs. Il serait bon d'enrichir cette méthode par des expériences de fragmentation afin d'établir des critères pour chacun de ces groupes. L'application de la méthode aux amphibiens et aux reptiles est aussi très délicate (Pinto 1995).
L'analyse séparée des restes crâniens de rongeurs et d'insectivores laisse entrevoir une meilleure conservation différentielle des restes d'insectivores qui pourrait induire une légère sur-représentation de ces derniers dans les listes fauniques.
L'étude taphonomique des micromammifères de l'échantillon VIo de la couche 1a du site du Monte di Tuda montre que les restes sub-fossiles ont une origine primaire par coprocœnose. La chouette effraie se trouve être le principal prédateur pouvant correspondre aux caractéristiques des restes de petits mammifères (période d'activité, traces de digestion). Des chouettes d'âges différents (nid ?) pourraient être responsables de cette accumulation, ce qui expliquerait l'existence de quelques dents montrant une digestion un peu plus forte. Ce résultat peut s'appliquer à l'échantillon VIT qui a fait l'objet d'analyses paléoécologiques par Vigne & Valladas (1996) et être étendu probablement à la couche 1a.
Par ailleurs, il apparaît clairement que les ossements sub-fossiles ont subi des altérations post-dépositionnelles assez importantes malgré l'âge récent de ce gisement. Les restes de l'échantillon sont plus fragmentés que ceux obtenus dans les pelotes de chouette effraie. Les altérations chimiques par les racines sont importantes, alors que celles causées par le sol ou les agents atmosphériques interviennent à un moindre degré. Le matériel est dans l'ensemble bien conservé. La présence de *Tyrrhenicola henseli* et de *Rhagamys orthodon* (normalement disparus depuis 9 cm), indique un remaniement des faunes dont les causes sont difficiles à interpréter (action bioturbatrice des racines des plantes et des animaux fouisseurs ou provenance moins fiable lors de la prise de l'échantillon ?). L'étude taphonomique de niveaux plus anciens devrait permettre de mieux appréhender l'importance de ce phénomène.
Ce travail a donc permis de mettre en évidence des phénomènes de conservation différentielle qui ne doivent pas être négligés dans le cas d'échantillons de faible taille.
Il montre, de plus, que la connaissance du prédateur responsable d'une accumulation, de ses méthodes de chasse, et des altérations post-prédation, post-dégagement, permet d'améliorer la fiabilité des interprétations paléoenvironnementales.

Remerciements
S. Aulagnier a fourni des assemblages de pelotes du Massif central, J. D. Vigne nous a confié le matériel pour cette étude, il a fourni les pelotes de chouette effraie de Corse et amélioré par ses remarques constructives le manuscrit. Les photos M.E.B. ont été effectuées par Mme Laroche (laboratoire de Paléontologie, MNHN). J. Cuisin (laboratoire de Zoologie Mammifères et Oiseaux, MNHN) a aidé à la détermination des restes squelettiques.

RÉFÉRENCES

Alcover J. A. 1980. — Note on the origin of the present mammalian fauna from the Balearic and Pityusic islands. *Miscellania Zoologica* 6 : 141-149.

Andrews P. 1990. — Owls, Caves and Fossils. *Publications of the Natural History Museum*, Londres: 1-231.

Armour-Chelu M. & Andrews P. 1994. — Some effects of bioturbation by earthworms (Oligochaeta) on archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 21: 433-443.

Avery D. M. 1982. — Micromammals as palaeoenvironmental indicators and an interpretation of the Late Quaternary in the Southern Cape Province, South Africa. *Annals of the South African Museum* 85: 183-174.

Chaline J. & Brochet G. 1989. — Les rongeurs. Leur signification paléoécologique et paléoclimatique. La Baume de Gigny (Jura), *in* Campy M., Chaline J. & Vuillemey M. (eds), *Gallia Préhistoire*, CNRS, Paris, XVIIe supplément : 97-109.

Denys C. 1985. — Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébres d'après l'étude des pelotes de chouettes du Bostwana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 7 (4) : 879-933.

— 1986. — Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica* 194: 69-98.

Denys C. & Mahboubi M. 1992. — Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 14 (1) : 229-249.

Denys C., Geraads D., Hublin J. J. & Tong H. 1987. — Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia* 1: 53-82.

Denys C., Dauphin Y., Rzebik-Kowalska B. & Kowalski K. sous presse. — Taphonomical study of Algerian owl pellets assemblages and differential preservation of some rodents. Paleoecological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*.

Dodson P. & Wexlar D. 1979. — Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology* 5: 275-284.

Fayard A. 1984. — *Atlas des mammifères sauvages de France*. Ouvrage collectif. Société française d'étude et de protection des mammifères, Paris, 299 p.

Fernandez-Jalvo Y. 1992. — *Tafonomia de Microvertebrados del Complejo Cárstico de Atapuerca (Burgos)*. Ph.D. University Complutense of Madrid: 1-559.

— 1995. — Small mammal taphonomy ar La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology* 114: 167-195.

Fernandez-Jalvo Y. & Andrews P. 1992. — Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19: 407-428.

Fernandez-Jalvo Y., Denys C., Andrews P., Williams T.C., Dauphin Y. & Humphrey L. sous presse. — Taphonomy and paleoecology of Olduvai Bed I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*.

Jaeger J.-J. 1979. — Les rongeurs (Mammalia Rodentia) du Plio-Pléistocène d'Afrique : intérêt biostratigraphique et paléoclimatique. *Mémoires de la Société géologique de France*, série 7, 21 (3) : 301-308.

Libois R. 1984. — Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe Atlantique et ouest méditerranéenne. Étude par analyse du régime alimentaire de la chouette effraie *Tyto alba* (Scopoli). *Cahier d'Ethologie Appliquée* 4 (2) : 1-202.

Lyman R. L., Houghton L. E. & Chambers A. L. 1992. —The effect of structural density on marmot skeletal part representation in archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 19: 557-573.

Noblet J. F. 1987. — *Les mammifères en Corse. Espèces éteintes et actuelles*. Ouvrage collectif. Parc National régional de Corse. 164 p.

Pinto A. 1995. — *Tafonomia de anfibios y su aplicacion al registro pleistoceno de la Trinchera Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Tesina Universidad Barcelona, Février 1995 (non publiée).

Raczynski J. & Ruprecht A. L. 1974. — The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica* XIV, 2: 25-38.

Sanders E. A. C. & Reumer J. W. F. 1984. — The influence of prehistoric and Roman migrations on the vertebrate fauna of Menorca, Spain. *British Archaeological Records* International Séries 229 (1): 119-138.

Thibault J.C. 1983. — Les Oiseaux de la Corse. Histoire et répartition aux XIXe et XXe siècles :1-255, *in Publications du Parc naturel Régional de la Corse*. De Gerfau, Paris.

Tuross N., Behrensmeyer A. K., Evans E. D., Fisher L. W. & Hare P. E. 1989. — Molecular preservation and cristallographic alterations in a weathering sequence of wildebeest bones. *Applied Geochemistry* 4: 261-270.

Vigne J. D. 1982. — Nouvelles données sur le peuplement de la Corse par les rongeurs subactuels et actuels. *Mammalia* 46 : 261-264.

— 1988. — Les mammifères post-glaciaires de Corse, étude archéozoologique. *Gallia Préhistoire*, CNRS, Paris, XXVIe supplément, 337 p.

— 1992. — Zooarcheology and the biogeographical history of mammals of Corsica and Sardinia since the last Ice Age. *Mammal review* 22 (2): 87-96.

Vigne J. D. & Alcover J. A. 1985. — Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien, et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. *Actes du 110e Congrès national des Sociétés Savantes (Montpellier 1985)*, section Sciences, 2 : 79-91.

Vigne J. D., Bailon S. & Cuisin J. sous presse. — Biostratigraphy of Amphibians, Reptiles, Birds and Mammals in Corsica, and the role of man in the Holocene turnover. *Anthropozoologia.*

Vigne J. D. & Marinval-Vigne M. C. 1991. — Réflexions écologiques sur le renouvellement holocène des micromammifères en Corse : les données préliminaires des fossiles du Monte di Tuda : 183-193, *in* Le Berre M., Le Guelte (Resp.), Chabaud R. (eds), *Le Rongeur et l'Espace*. Paris.

Vigne J. D. & Valladas H. 1996. — Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental changes in northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science* 23: 199-215.

Manuscrit soumis pour publication le 15 juin 1995 ; accepté le 12 mars 1996.

Errata

An unfortunate misspelling, tenths instead of tens, has completly modified the conclusion of the following paper :

Earth's polar displacements of large amplitude : a possible mechanism
(*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C, 18 (2-3) : 517-554, 1996).

The true conclusion is the following :

Conclusion
The study of the Earth's rotation and of the displacement of its poles over geological time is a complex but also very beautiful undertaking implying many domains of science from astronomy, mechanics and space dynamics to geology, geophysics, rheology ans seismology. The positions of poles at the Earth's surface are usually very near to their positions of stable equilibrium which are given by the main axis of largest inertia of the "non-rotating Earth in isostatic equilibrium". The corresponding relaxation time is usually about 100 000 years.

The stable equilibrium positions depend very much on the variations of the Earth's crust and the poles have certainly moved much more than the different lithospheric plates. *Large orogenies and/or large subductions can move the poles by tens of degrees within a few million years.* We can hope that the plate tectonics and paleogeography will be able to yield an accurate description of the successive polar shifts.

Instructions aux auteurs

La ligne éditoriale
Elle prendra en compte divers aspects de la recherche en Sciences de la Terre, en particulier l'histoire et le comportement des bassins sédimentaires, la paléobiodiversité et les paléoenvironnements. Un numéro de *Geodiversitas* par an pourra être consacré, exceptionnellement, au débat contradictoire sur un sujet d'actualité, ou sur un thème donné et sous la responsabilité d'éditeur(s) invité(s).

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité *a priori*, devront suivre rigoureusement les recommandations aux auteurs (voir ci-dessous) et seront à adresser à la revue :

Service des Publications scientifiques du Muséum,
Geodiversitas,
57 rue Cuvier,
F-75231 Paris cedex 05.
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e. mail : bulletin @ mnhn. fr

Les chapitres de systématique devront se conformer aux règles du *Code International de Nomenclature Zoologique*.
Tout manuscrit non conforme à ces instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit est évalué par deux rapporteurs, ou plus.

Instructions aux auteurs
Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires (un original et deux copies) au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3.5" de format Apple Macintosh ou compatible IBM, qui devra contenir également les tableaux et éventuellement les illustrations (traitement de texte Word, Word Perfect...).

Le format
Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :
- titre si possible bref ; un titre courant doit être proposé ;
- nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s), en indiquant si possible le numéro de Fax et l'adresse électronique ;
- résumés écrits en français et en anglais (800 signes au maximum chacun), suivis des mots-clés et « keywords » ;
- dans le texte courant, utiliser les italiques pour tous les noms en latin (taxons de rang générique et spécifique, *et al.*...) ;
- dans le texte courant, les références aux auteurs seront en minuscules, ex. Dupont (2001), Dupont (2001, 2002), (Dupont 2001 ; Durand 2002), Dupont (2001 : 1), Dupont (2001, fig. 2).
- dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Tableau 1) ;
- les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ;
- les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;
- indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations dans le texte définitif ;
- donner les légendes des figures sur une feuille séparée.

Les illustrations
Une attention particulière sera portée à la qualité et la pertinence de l'illustration.
Les illustrations au trait doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées, et dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C...). Les planches photographiques, placées dans le corps de l'article et non regroupées à la fin de celui-ci, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une largeur de colonne (70 × 190 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 × 190 mm). La rédaction encourage la présentation de photographies avec tout ou partie de leur interprétation par un ou des dessins au trait. Aucune légende, ni lettrage ne sera placé sur les originaux. Ils figureront sur un calque joint avec chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle

métrique. Les tableaux et graphiques, à inclure dans le manuscrit, doivent nécessairement pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des planches en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière de ou des auteurs.

Références bibliographiques

Denison R. H. 1978. — Placodermi, *in* Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology* 1: 151-162.

Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.

Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Les corrections, autres que celles imputables à la rédaction ou à l'imprimeur, seront à la charge des auteurs. Le(s) auteur(s) recevront gracieusement vingt-cinq tirés à part, les tirés à part supplémentaires seront à commander sur un formulaire joint aux épreuves.

Soumettre un article pour publication dans *Geodiversitas* suppose que celui-ci ou tout article proche dans la même langue ou une autre langue, n'ait pas été soumis dans une autre revue, même dans l'attente de son acceptation. Les droits de reproduction de l'article, y compris des illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable adressée à la rédaction.

Scope of the Journal

Geodiversitas publishes papers which concern varied aspects of Earth Sciences and particularly history of sedimentary basins, palaeobiodiversity and paleoenvironment. A complete issue of *Geodiversitas* may be devoted to several papers on a single topic under the responsability of guest editor(s). Papers with a systematic content should follow the *International Code of Zoological Nomenclature*. Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly with the instructions to authors, and will be sent to the Editor:

Service des Publications scientifiques du Muséum,
Geodiversitas,
57 rue Cuvier,
F-75231 Paris cedex 05.
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e. mail : bulletin @ mnhn. fr

Instructions to authors

Manuscripts, with illustrations, must be submitted in triplicate (one original and two copies) in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" disquette Apple Macintosh or IBM-compatible (Word, Word Perfect...) format, which will also contain tables and possibly figures.

Format

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:

- a brief title;
- a suggested running head;
- name(s) of author(s), followed by their full professional address(es) and, if possible, Fax number and e-mail;
- abstracts (in English and French) not exceeding 800 signs each, with key-words and "mots-clés";
- text with italicized words for Latin (taxa of generic and specific ranks, *et al.*, ...);
- references to authors in main text should be presented as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), (Smith 2001; Cary 2002), Smith (2001: 1), Smith (2001, fig. 2);
- references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Table 1);
- keep acknowledgements short and place them at the end of the text before references; please do not forget the revisers;

- give captions to illustrations on a separate sheet.

Illustrations

The editorial board will pay special attention to the quality and pertinence of illustration.

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast photographs, placed on white or black backgrounds, are required. These can be grouped into Figures and identified by letters A, B, C ... Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange Figures to fit one or two columns (70 × 190 mm or 144 × 190 mm). Associate interpretation of photograph with line drawing. No diagram or table is to exceed one page. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure (line cut or half-tone). A scale bar is needed for each figure.

References

Denison R. H. 1978. —Placodermi, *in* Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology* 1: 151-162.

Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.

Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

Proofs and reprints

Proofs will be sent to the first author for correction and must be returned within eight days by express mail. Authors will receive twenty-five offprints free of charge; further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

The submission of a manuscript to *Geodiversitas* implies that the paper, or a similar one, is not being offered for publication elsewhere. Copyright of published paper, including the illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Geodiversitas* should be addressed to the editor.

Les articles de ce volume doivent être cités comme suit :
The articles of the present volume should be cited as follows:

Cloutier R. 1997. — Morphologie et variations du toit crânien du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) (Sarcopterygii) du Dévonien supérieur du Québec. *Geodiversitas* 19 (1) : 61-105.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Éditorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie Durand
28600 Luisant (France)

Date de distribution le 28 février 1997

geodiversitas 1997 • 19 (1)

7 ● **Pouyet S.**
Les bryozoaires du Pliocène de Normandie

61 ● **Cloutier R.**
Morphologie et variations du toit crânien du dipneuste *Scoumenocia curta* (Whiteaves) (Sarcopterygii), du Dévonien supérieur du Québec

107 ● **Ginsburg L. & Bulot C.**
Les *Diplocynodon* (Reptilia, Crocodylia) de l'Orléanien (Miocène inférieur à moyen) de France

129 ● **Sanchez V., Denys C. & Fernandez-Jalvo Y.**
Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammiferes

Conception Graphique : Isabel GAUTRAY

ISSN (en cours)

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris
France
Tél. : 33 - 01- 40 79 37 00
Fax : 33 - 01- 40 79 38 40
e.mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Universal Book Services
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tel. : 31 - 71- 517 02 08
Fax : 31 - 71- 517 18 56
e.mail : backhuys@euronet.nl